Zur
Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der Hohen

Philosophischen Fakultät der Königlichen Universität Breslau

eingereicht

und mit ihrer Genehmigung veröffentlicht

von

Viktor Franz

Donnerstag, den 2. November 1905 vormittags 11 Uhr:

in der Aula Leopoldina

Vortrag über

Ziele, Wege und Grenzen der physikalischen Analyse von elementaren Lebenserscheinungen

und Promotion.

Mit 3 Figuren im Text.

Jena
Gustav Fischer
1905.

Zur
Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der Hohen

Philosophischen Fakultät der Königlichen Universität Breslau

eingereicht

und mit ihrer Genehmigung veröffentlicht

von

Viktor Franz

Donnerstag, den 2. November 1905 vormittags 11 Uhr:

in der Aula Leopoldina

Vortrag über

Ziele, Wege und Grenzen der physikalischen Analyse von elementaren Lebenserscheinungen

und Promotion.

ACAD. LUBLIAT. BIBL.

Mit 3 Figuren im Text.

Jena
Gustav Fischer
1905.

Gedruckt mit Genehmigung der philosophischen Fakultät der Königl. Universität Breslau.
Referent: Professor Dr. Willy Kükenthal.

Die vollständige Arbeit wird in Bd. XL, N. F. XXXIII der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft erscheinen.

Seinen lieben Eltern

in Dankbarkeit gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548202_0122

II. Allgemeiner Teil.

1) Retina
2) Chorioidea
3) Corpus ciliare
4) Iris
5) Linse
6) Glaskörper und Zonula Zinnii
7) Accommodationsapparat
8) Sclera
9) Bulbusstütze
10) Cornea
11) Der Bulbus als Ganzes
12) Gefäße
13) Sehnerv
14) Augenmuskeln
15) TENONsche Kapsel
16) Conjunctiva
17) Lidapparat
18) Lage des Auges im Kopfe
Zusammenfassung

1. Retina.

MATTHIESSEN (65) behauptet, die Retina der Fische stelle eine mit der Linse konzentrische Kugelschale dar und weist mathematisch nach, daß sie in diesem Falle bei geeignetem Abstand vom Linsenzentrum mit der „theoretischen Retina" (MATTHIESSEN, 63), d. h. dem Orte aller Punkte, in welchen auf die Linse parallel auffallende Strahlen gesammelt werden, zusammenfällt.

Messungen, durch welche obige Behauptung bewiesen würde, teilt MATTHIESSEN nicht mit, obwohl sie an den Schnitten durch gefrorene Augen, die MATTHIESSEN herstellte, möglich gewesen wären.

Ich habe versucht, derartige Messungen anzustellen, kam aber nicht zu sicheren Ergebnissen, denn einmal hatte ich kein frisches Material, zweitens durfte ich die mir zur Verfügung stehenden Augen nicht durch Gefrierenlassen für mikroskopische Zwecke verderben. Die Messungen, die ich an den bestkonservierten Augen anstellte, waren infolge häufiger Deformationen zu unsicher, um mitgeteilt zu werden. Selbst ein und dasselbe Auge ergab heute die, morgen jene Zahlen.

Aber auf andere Weise kann man sich leicht überzeugen, daß MATTHIESSENS Angabe bezüglich der Selachier nicht in vollem Umfange zutreffen kann. Denn da die Augen außer bei Carcharias glaucus, Torpedo und Mustelus mustelus nie die Form einer Kugel, sondern meist die eines Ellipsoids besitzen, und da die Retina in den lateralen Teilen nicht einem dickeren Chorioideapolster aufliegt, als dorsal und ventral, so muß auch die Form der Retina im allgemeinen nicht die einer Kugelfläche, sondern die einer Ellipsoidfläche sein.

Ferner scheint es stets, wie auch aus vielen Abbildungen hervorgeht, daß ein Horizontalschnitt durch das Auge die Retina in einem mit der Linse konzentrischen Kreise trifft, daß aber die Retinakrümmung im Vertikalschnitt stärker ist, die peripheren Netzhautpartien im vertikalen Meridian also der Linse näher liegen, als das Netzhautzentrum [1]). Bei Selachieraugen, deren Linse von der Hornhaut entfernt liegt, gilt dies am ehesten, wenn man sich die Linse nach Dilatation der Pupille bis zur Berührung mit der Cornea nach vorn gerückt denkt, welche Lage sie dann wahrscheinlich immer einnimmt [2]). Da Matthiessen wahrscheinlich gleich den älteren Tieraugen-Anatomen, z. B. Sömmering (94), das Auge wesentlich nur im Horizontalschnitt untersucht hat, so erklärt sich die Ungenauigkeit seiner Angabe.

An seinem Nachweis, daß die Entfernung der Retina von der Linse dem Abstande der theoretischen Retina entspricht, ist, soweit nur der horizontale Meridian der Retina in Betracht kommt, kein Zweifel. Die Ungenauigkeit in diesem Resultate Matthiessens, die auf der falschen Annahme eines emmetropen Fischauges beruht, war zu gering, um die Evidenz des Ergebnisses zu vermindern.

Ferner stellte Matthiessen (69) fest, daß infolge der bei Fischen ziemlich konstanten Form und der konstanten Brechungskoeffizienten, über welche Näheres im Kapitel „Linse“ zu ersehen ist, auch das Verhältnis des Retinakrümmungsradius zum Linsenkrümmungsradius einen ziemlich konstanten Wert haben muß, der zwischen 2,20 (Wels) und 2,82 (Hecht) schwankt und im Mittel 2,52 beträgt. Er stellte daraufhin sogar den Begriff des „schematischen Fischauges“ auf, das von seiner Größe unabhängig und eben durch jenes Verhältnis definiert wäre. Messungen, die ich hierzu an den am besten konservierten Augen unter der Annahme, daß die Linse stets den Hornhautscheitel berührt, anstellte, sind zwar aus den oben genannten Gründen weniger genau, sie bestätigen aber die Angabe Matthiessens hinreichend bezüglich der Selachier, s. Tabelle p. 759.

---

1) Diese hier als Vermutung ausgesprochene Angabe wurde inzwischen in der Bergenser Biologischen Station durch metrische und ophthalmoskopische Ausmessung des Selachierauges bestätigt, worüber baldige Mitteilung erfolgen soll.

2) Die letztere Vermutung wurde gleichfalls bestätigt.

	Name	Halbe Linsenachse in mm	Abstand des Retinazentrums vom Linsenzentrum in mm	Verhältnis des Retinaabstandes zur halben Linsenachse
1	Acanthias acanthias	4,8	12,5	2,6
2	Mustelus laevis	2,5	7,9	3,2
3	Scyllium canicula	2,9	6,0	2,1
4	Squatina squatina	1,9	3,7	1,9
5	Torpedo	1,1	2,2	2,0
6	Raja batis	1,9	5,0	2,6
7	Spinax spinax	3,6	9,2	2,6
8	Chimaera monstrosa	7,0	16,0	2,3
	Mittel			2,4
	Mittel bei Teleostiern nach Matthiessen			2,52

Um zu rekapitulieren, so gilt für das Selachierauge zweierlei:

1) Die Retina bildet im Horizontalschnitt — nicht in anderen Schnitten — einen konzentrischen Kreis um die Linse.

2) Aus dem Verhältnis vom Linsenradius zum Netzhautradius folgt, daß die Retina im Horizontalschnitt, nicht in anderen Teilen, mit der theoretischen Retina zusammenfällt, d. h. geeignet ist, scharfe Bilder zu empfangen.

Welchen Zweck haben diese Eigentümlichkeiten des Fischauges?

Zur Beantwortung dieser Frage kommen wir, allerdings auf weiten Wegen, durch einen Vergleich des Fischauges mit dem menschlichen Auge. Wir stoßen auf folgende Vergleichspunkte:

1) In beiden gibt es eine Region des schärfsten Sehens, im menschlichen die Macula lutea, im Fischauge den horizontalen Meridian.

2) Im menschlichen Auge liegt ähnlich wie im Fischauge die Netzhautperipherie der Linse näher als das Netzhautzentrum, und nur das Kugelsegment von 25° Oeffnungswinkel, dessen Radius gleich der Augenachse ist, fällt mit der theoretischen Retina zusammen (Matthiessen, 63), auf der übrigen Retina können nur Zerstreuungskreise erzeugt werden.

3) Im menschlichen Auge ist die Größe der Netzhaut-Innervationskreise in der Fovea geringer, die

Empfindung also viel distinkter als in der übrigen Netzhaut (Greeff, 33), und dasselbe macht Chievitz (20) für Säugetiere wahrscheinlich. Entsprechendes konnte ich für Selachier nachweisen. Die Größe der Innervationskreise ist umgekehrt proportional der Zahl der auf 1 mm² entfallenden Zellen des Ganglion opticum.

Beide Zahlen sind in der folgenden Tabelle enthalten:

	Name	Zahl der Ganglienzellen im mm²		Größe der Innervationskreise in μ^2	
		im Augengrunde	in der Netzhautperipherie	im Augengrunde	in der Netzhautperipherie
1	Mustelus	9000	5000	110 μ^2	200 μ^2
2	Torpedo	5000	2500	200 μ^2	400 μ^2
3	Centrina centrina	3600	3400	280 μ^2	300 μ^2
4	Raja batis	1500	2000	670 μ^2	500 μ^2
5	Galeus galeus	1500	1500	670 μ^2	670 μ^2
6	Scyllium canicula	1500	1000	670 μ^2	1000 μ^2
7	Acanthias acanthias	1500	700	670 μ^2	1400 μ^2
8	Squatina squatina	1400	1800	710 μ^2	530 μ^2
9	Acanth. blainvilli	1200	1200	830 μ^2	836 μ^2
10	Spinax spinax	900	200	1100 μ^2	5000 μ^2
11	Chimaera monstrosa	600	300	1700 μ^2	3400 μ^2

Man sieht, daß im Durchschnitt die Zahl der auf 1 mm² entfallenden Ganglienzellen und damit die Größe des Distinktionsvermögens vom Netzhautzentrum zur Peripherie abnimmt; nur Squatina und Raja machen hierin Ausnahmen, diese aber sind möglichenfalls nur scheinbare, denn keineswegs liegt jede Ganglienzelle über den zugehörigen perzipierenden Elementen, viele Ganglienzellen vielmehr liegen im Sehnerveneintritt, und diese sind in der Berechnung gar nicht berücksichtigt. Außer dieser Ungenauigkeit liegen andere Ungenauigkeiten noch entweder in der Vollrechnung halbierter Kerne bei zu dünnen Schnitten, oder in der Nichtrechnung von Kernen, die durch andere in zu dicken Schnitten verdeckt sind, und auch in den ungenauen örtlichen Bestimmungen „im Augengrunde“ und „in der Retinaperipherie“.

Die angegebenen Werte können daher nur als ungefähr richtige gelten, sie genügen aber durchaus, um das Prinzip zu lehren und die Ausnahmen von Squatina und Raja widerlegen nicht die Regel.

Bezüglich der Physiologie des menschlichen Auges ist nun von Aubert (3) durch genaue Messungen erwiesen worden, daß

die Bewegungsempfindung der Netzhautperipherie viel feiner ist als das Distinktionsvermögen desselben. Er sagt ferner, daß (p. 362), „wenn ein Punkt im . . . Gesichtsfelde fixiert wird und das Bild des bewegten Objektes auf eine außerhalb der Fovea centralis gelegene Netzhautstelle fällt, (ebenfalls) die Winkelgeschwindigkeit des bewegten Objektes größer sein muß, wenn eine Bewegungsempfindung eintreten soll". (Gemeint ist größer als wenn das Bild des bewegten Objektes in die Fixierstelle fällt.) (p. 363) „Je weiter die peripherische Netzhautstelle von der Fixierstelle entfernt ist, um so größer muß die Geschwindigkeit des Objektes sein." Also liegt eine Netzhautstelle entfernter vom Netzhautzentrum als eine andere, so ist zwar ihre Bewegungsempfindung ebenso wie ihr Formensinn absolut schwächer, stärker ist sie nur relativ, nämlich insofern, als sie weniger stark geschwächt ist als der Formensinn oder, was dasselbe ist, das Distinktionsvermögen.

Wie kann diese Eigentümlichkeit des menschlichen Auges zu stande kommen?

Erstens: Das Distinktionsvermögen, als die Fähigkeit, mehrere getrennte Punkte getrennt zu sehen, kann proportional $\frac{1}{\varrho^2}$, die Bewegungsempfindung im Sinne Auberts aber proportional $\frac{1}{\varrho}$ gesetzt werden, wenn ϱ^2 ein Maß für die Fläche eines Innervationsbezirks bezeichnet. Denn das Distinktionsvermögen wächst mit der Verkleinerung des Innervationsbezirks, die Bewegungsempfindung aber mit der Zahl der in einer Richtung nebeneinander liegenden Innervationsbezirke, die das sich in irgend einer Richtung bewegende Bild auf der Flächeneinheit überstreicht. So kann man es sich erklären, daß bei vergrößerten Innervationsbezirken das Distinktionsvermögen schneller abnimmt als der Bewegungssinn.

Zweitens: Außer der Größe der Innervationsbezirke kommt für die Netzhautperipherie die Größe der durch Verkürzung des Retinaabstandes von der Linse hervorgerufenen Zerstreuungskreise in Betracht. Was deren Wirkung betrifft, so kann ich zwar nicht Exner (27) beistimmen, welcher meint, daß Zerstreuungskreise im Netzhautbilde das Sehen von Bewegungen deshalb begünstigen, weil, wenn sich ein Zerstreuungskreis im Netzhautbild bewegt oder verändert, von der Veränderung des Bildes mehr lichtperzipierende Elemente getroffen würden, als wenn die Veränderung nur einen Punkt beträfe. Was Exner vergißt, ist

die Tatsache, daß durch den Zerstreuungskreis zwar mehr Elemente affiziert werden, als wenn die Strahlen in einem Punkte gesammelt würden; daß aber dafür jedes Element von einer entsprechend geringeren Lichtmenge getroffen wird. Wird ein Zerstreuungskreis vom Radius r um die Strecke l verschoben, so ist der dadurch bewirkte Reiz R proportional der Größe des Rechteckes $2 r l$, und umgekehrt proportional der Lichtstärke im Zerstreuungskreise, d. h. umgekehrt proportional r^2. Es ist also der Reiz $R = c \cdot \frac{l r}{r^2} = c \cdot l \cdot \frac{1}{r}$, wenn c den Proportionalitätsfaktor bezeichnet. Das heißt, der durch die Veränderung im Netzhautbilde erzeugte Reiz ist um so größer, je kleiner der Radius des Zerstreuungskreises, am größten also, wenn die Strahlen keinen Zerstreuungskreis, sondern ein scharfes Bild erzeugen. Es ist also falsch, mit Exner zu sagen, daß Zerstreuungskreise das Sehen von Bewegungen direkt begünstigen.

Folgendes aber dürfte zutreffend sein: Die Bewegungsempfindung ist, wie eben bewiesen, proportional $\frac{1}{r}$, das Distinktionsvermögen jedoch, als die Fähigkeit, mehrere Punkte getrennt zu sehen, wächst mit der Verkleinerung des Zerstreuungskreises, ist also proportional $\frac{1}{r^2}$, d. h. daß bei Vergrößerung des Zerstreuungskreises der Formensinn schneller abnimmt als der Bewegungssinn. Größere Zerstreuungskreise haben also dieselbe Wirkung wie größere Innervationsbezirke.

So sehen wir, daß in der Netzhautperipherie durch das Auftreten von Zerstreuungskreisen, sowie durch vergrößerte Innervationsbezirke zwar das gesamte Sehvermögen herabgesetzt wird, daß aber der Formensinn viel mehr zurücktritt als das Sehen von Bewegungen. (Es ist alsdann auch sehr wohl denkbar, was Pütter (82) annimmt, daß in den Augen der Wassersäugetiere die Fähigkeit, Bewegungen zu sehen, in den Vordergrund träte. Ich schließe dies aber aus der erheblichen Größe der Innervationskreise bei Wassersäugetieren, die nach Pütter 99710 μ^2 bis 76920 μ^2 betragt, nicht, wie Pütter, aus der großen Zahl der auf eine Nervenfaser entfallenden lichtperzipierenden Elemente. Die Koinzidenz der letzteren mit dem Zurücktreten des Formensinnes gegenüber dem Bewegungssinn ist beim Menschen zwar augenfällig, dasselbe gilt aber auch von den vergrößerten Innervations-

kreisen, und letztere ermöglichen es, diese Koinzidenz nicht nur zu konstatieren, sondern auch zu erklären. Auf anderem Wege wie Pütter komme ich also zu ähnlichem Ergebnis. Nur müssen wir uns dabei gegenwärtig halten, daß dieses vorwiegend zum Sehen von Bewegungen geeignete Auge der Wassersäugetiere als Auge überhaupt viel geringer zu bewerten ist als das zum Formensehen geeignete Auge. Ich stimme also nicht Pütter bei, wenn er sagt, als Bewegungssinnesorgan sei (p. 355) „die Netzhaut eines Wales vollkommener gebaut als die Netzhautperipherie des Menschen", sondern ich kann nur annehmen, daß der Bewegungssinn des Wales im Verhältnis zum Formensinn mehr in den Vordergrund tritt.)

Drittens: Bei Tieren, in deren Auge eine Stelle des schärfsten Sehens ausgebildet ist, wie sie die Macula des Menschen, sowie der horizontale Meridian im Fischauge darstellt, kommt noch ein drittes Moment rein psychischer Art hinzu, wodurch die Netzhautperipherie zum Sehen von Bewegungen geeignet wird. Wir sind nämlich gewohnt, wenn wir eine Reihe von ruhenden Gegenständen vor uns haben und uns dann über unsere Umgebung orientieren wollen, einen Punkt nach dem anderen zu fixieren und, solange wir jeden fixieren, diesem allein unsere Aufmerksamkeit zu widmen. Alles andere interessiert uns in dieser Zeit nicht, wir sind daher nicht gewohnt und haben es, wie in allen derartigen Fällen, deren die Psychologie viele lehrt, mehr und mehr verlernt, die anderen Gegenstände gleichzeitig mit der Schärfe, die physiologisch möglich wäre, zu sehen. Von den momentan nicht fixierten Gegenständen nimmt nur dann einer unser großes Interesse in Anspruch, wenn er sich plötzlich verändert oder bewegt. Daher ist auch infolge unserer Gewöhnung die Fähigkeit, mit der Netzhautperipherie Bewegungen wahrzunehmen, viel mehr geschärft als das Distinktionsvermögen der Netzhautperipherie.

Wir haben somit erklärt, durch welche Bedingungen im menschlichen Auge die Netzhautperipherie zum Sehen von Bewegungen tauglicher wird als zum Formensehen, wir finden entsprechende Bedingungen im Selachierauge wieder und können daher schließen, daß die zum Formensehen schlecht geeigneten dorsalen und ventralen Netzhautpartien vornehmlich zur Wahrnehmung von Bewegungen im augenblicklich nicht fixierten Teil des Gesichtsfeldes dienen.

Leicht läßt sich nun noch erklären, warum die Region des schärfsten Sehens bei Selachiern in der Horizontalebene liegt. In dieser Ebene liegt ja die hauptsächlichste Bewegungsrichtung und daher auch die Hauptblickrichtung des Fisches. Indem die Stelle des schärfsten Sehens gerade in die Hauptblickrichtung verlegt ist, gleicht das Selachierauge dem Auge des Menschen. Wenn wir aber im Selachierauge keine eng umschriebene Macula, sondern eine streifenförmige Region des schärfsten Sehens vorfinden, so wird diese erfordert durch die geringe Beweglichkeit des Fischkopfes, ermöglicht durch die Periskopie der Fischlinse. Die streifenförmige Region des schärfsten Sehens kann auch ungezwungen in Parallele gesetzt werden mit der streifenförmigen Area, die nach Chievitz (21) manchen Tieren, z. B. dem Pferde, zukommen soll. Auch beim Menschen ist nach Aubert und Förster (4) diejenige Netzhautstelle, mit der man Zahlen von einer gewissen Größe zu erkennen vermag, kein Kreis, sondern eine Ellipse mit horizontalem größten Durchmesser.

Die bereits weitläufig besprochene Größe der Innervationskreise ist noch in einer anderen Hinsicht interessant und wichtig, denn sie gestattet einen direkten Schluß auf die Sehschärfe des Tieres. Aus meinen Zahlen folgt, daß die Größe des Innervationskreises im Augengrunde zwischen 110 und 1700 μ^2 schwankt, in der Peripherie zwischen 200 und 3400 μ^2. Diese Zahlen sind sehr gering und lassen vermuten, daß die Sehschärfe der Selachier derjenigen des Menschen nahekommt. Denn beim Menschen gelten folgende Zahlen:

Zahl der Ganglienzellen im mm²		Größe der Innervationsbezirke in μ^2	
in der Area centralis	in der Netzhautperipherie	in der Area centralis	in der Netzhautperipherie
9000—13 000 nach Greeff (33)	759 nach Pütter	110—77 zufolge Greeff	1320 nach Pütter
50 000 nach Pütter (84)		20 nach Pütter	

Eine strikte Abhängigkeit der Sehschärfe von irgend welchen äußeren physikalischen Bedingungen läßt sich nun bei den Selachiern weder erwarten noch nachweisen. Die Sehschärfe variiert eben je nach der Species, und sie kann verschieden groß sein bei Arten, die

bei gleicher Helligkeit zu sehen haben. Es ist aber bemerkenswert, daß unter den tagesmunteren Arten der höchste Grad der Sehschärfe gefunden wird (Mustelus), daß ferner bei den in großen Tiefen lebenden Arten (Spinax, Chimaera) die Sehschärfe am schwächsten ausgebildet ist. Daraus folgt, daß die Sehschärfe wenigstens bis zu einem gewissen Grade eine Funktion der Lichtmenge, die den Fischen zur Verfügung steht, ist [1]).

Auch hinsichtlich des Lichtsinnes sind die Selachieraugen interessant. Die folgende Tabelle zeigt, daß die Zahl der auf

1) Man müßte noch genauere Werte für die Sehschärfe erhalten, wenn man sich mit Leuckart (55, p. 180) daran erinnert, daß in größeren Augen das Netzhautbild größer ist und daher auf mehr Nervenfasern entfällt als in kleineren. Das Netzhautbild ist dann offenbar proportional dem Quadrate des Retinaabstandes vom Linsenzentrum, und das Produkt dieser Zahl und der Zahl der auf 1 mm² entfallenden Ganglienzellen liefert das Maß der Sehschärfe. Was bei derartigen Berechnungen herauskommt, möge die folgende Tabelle lehren:

	Name	Quadrat des Retina-abstandes	Zahl der Ganglienzellen im Augengrunde	Produkt beider Zahlen = Maß für die Sehschärfe
1	Mustelus	62	9000	550000
2	Chimaera monstrosa	256	600	150000
3	Spinax spinax	84,6	900	75000
4	Scyllium canicula	36	1500	54000
5	Raja batis	25	1500	37000
6	Acanthias acanthias	165	1500	24000
7	Torpedo	4,8	5000	24000
8	Squatina squatina	14	1400	20000

Die Tabelle kann nur dazu beitragen, das oben gewonnene Ergebnis, nämlich die Abhängigkeit der Sehschärfe von der Lichtmenge, die den Tieren zur Verfügung steht, zu trüben. Ihr Ausfall hängt offenbar sehr wesentlich von der Größe der Augen ab, die der Zufall dem Forscher in die Hände spielt. Denn die Retina wächst wahrscheinlich nur an ihrer Peripherie, und die Nervenzellen dürften im Augengrunde bei jüngeren Tieren kaum dichter liegen als bei älteren. Hieraus folgt allerdings, daß jüngere Tiere weniger scharf sehen als ältere. Wenn beim Menschen noch nichts derartiges bekannt geworden ist, so liegt dies wahrscheinlich daran, daß das menschliche Auge schon vom 4. Jahre ab nur noch sehr wenig (nämlich 3,8 mm) an Achsenlänge zunimmt (Weiss 107) und Messungen über die Sehschärfe (das Distinktionsvermögen ohne Rücksicht auf Emmetropie, Myopie oder Hypermetropie) nur noch sehr wenige vorliegen.

1 mm² entfallenden lichtperzipierenden Elemente bei verschiedenen Tieren eine sehr verschiedene ist.

	Name	Zahl der lichtperzipierenden Elemente im Augengrunde	in der Netzhautperipherie
1	Raja batis	10 800	7 600
2	Torpedo	21 600	15 500
3	Acanthias blainvilli	24 000	24 000
4	Acanthias acanthias	30 000	12 000
5	Scyllium canicula	59 400	39 600
6	Squatina squatina	65 000	62 600
7	Centrina centrina	65 000	50 000
8	Mustelus	70 000	50 000
9	Galeus galeus	75 000	25 000
10	Spinax spinax	132 000	36 000
11	Chimaera monstrosa	100 000	60 000

Die Schwankungen nach den Species sind hier wiederum ziemlich groß, es ist aber gewiß kein Zufall, daß niedrige Zahlen von lichtperzipierenden Elementen in der Flächeneinheit sich gerade bei Raja und Torpedo, also bei den aufwärts blickenden Plattfischen, demnächst bei Acanthias, also bei Taghaien finden, während die größten Zahlen bei den in großen Tiefen lebenden Arten Spinax und Chimaera vorkommen. Da diese Tatsachen weder für die Sehscharfe noch für den Bewegungssinn von Wichtigkeit sein können, so kommt man zu dem Schlusse, daß in der größeren Zahl der Elemente ein Mittel zur Verstärkung des Lichtsinnes, also eine für das Sehen bei schwacher Beleuchtung sehr wesentliche Eigenschaft liege. Die gleiche Beobachtung und Schlußfolgerung vermeldet schon Pütter bezüglich der Wassersaugetiere, und er versucht auch, die so bewirkte Erhöhung der Lichtempfindlichkeit physiologisch zu erklären. Ich kann also nur das Ergebnis Pütters bestätigen, und zwar gerade bei der Klasse der Fische, für die Pütter noch angab, daß ihnen die fragliche Eigentümlichkeit zu fehlen scheint. Was die Verteilung der Grade der Lichtempfindlichkeit auf der Netzhaut betrifft, so lehrt die Tabelle, daß die Lichtempfindlichkeit gleich dem Distinktionsvermögen vom Netzhautzentrum nach der Peripherie hin abnimmt.

Ueber den Farbensinn der Retina läßt sich nur so viel sagen, daß dieser, nach der Verteilung von Stäbchen und Zapfen zu urteilen, hinter dem Unterscheidungsvermögen für Helligkeiten bedeutend zurücksteht. Denn sicher ist stets die Zahl der Zapfen

viel geringer als die der Stäbchen. Es gelingt überhaupt nur schwer, Stäbchen neben den Zapfen zu erkennen. Sicher nachweisen konnte ich sie nur bei Mustelus (Taf. XXIX, Fig. 8), wo sie schon von KRAUSE (49), W. MÜLLER (74) und SCHAPER (89) gesehen wurden, und bei Squatina (Taf. XXIX, Fig. 7), wahrscheinlich machen für Spinax. Bei Scyllium wurden sie durch KRAUSE (49) nachgewiesen. Das Ueberwiegen der Stäbchen steht natürlich im Zusammenhang mit dem Sehen unter Wasser, d. h. bei schwächeren Beleuchtungen, bei denen das Farbenspektrum bekanntlich erheblich kürzer ist als im gewöhnlichen Tageslicht.

Ich komme hier auf die neuerdings von HESSE (41) aufgestellte Hypothese zu sprechen, nach welcher die von der YOUNG-HELMHOLTZschen Dreifarbentheorie [HELMHOLTZ, 37] geforderten drei verschiedenen Arten von farbenempfindlichen Elementen gefunden sein sollen, und zwar in gewissen Spiralfasern, die die lichtperzipierenden Elemente umspinnen, und deren Neurofibrillennatur und Dreizahl wahrscheinlich gemacht wird. So viel Bestechendes nun diese Hypothese hat, so glaube ich doch, daß gerade die Selachier nicht für dieselbe sprechen. Während nämlich bei den meisten Wirbeltieren diese Farbenperzeptoren von HESS an den Zapfen gezeigt werden, finden sie sich nach ihm bei den Selachiern und zum Teil auch bei den Telostiern an den Stäbchen, diese aber haben nach alter, wohlbegründeter, auch von HESSE angenommener Annahme mit dem Farbensinne überhaupt nichts zu tun und repräsentieren vielmehr den Helldunkelapparat. Diese letztere Annahme wird zwar neuerdings durch FRITSCH (30), der bei Vögeln farbige Fetttröpfchen auch in Stäbchen findet, in ihrer Vollgültigkeit nicht bestehen gelassen, darin aber findet die HESSEsche Theorie keineswegs eine Stütze, da ja eben FRITSCH ganze Retinaelemente, nicht, wie HESSE, Teile von solchen als Farbenperzeptoren auffassen zu müssen glaubt. Unwahrscheinlich erscheint mir die Annahme, zu welcher HESSE seine Zuflucht nimmt, daß die Spiralfasern der Stäbchen ein Dreifarben-Weiß zur Perzeption brächten; denn im Gegensatz zu HESSE trage ich kein Bedenken, die Helldunkelempfindung von der Farbenempfindung für prinzipiell ebenso verschieden zu halten, wie die Schwingungszahl des Lichtes vor der Schwingungsamplitude, oder die Farbe von der Lichtstärke physikalisch verschieden ist.

Die durch NEUMAYER (76) in der Selachierretina nachgewiesenen LANDOLTschen Keulen konnte ich zwar wahrscheinlich machen

(Squatina), aber nicht absolut sicher erkennen. Ihre Funktion ist unbekannt. Leider bleibt für mich eine Aeußerung von Neumayer gänzlich unverständlich. Nach diesem sollen die Landoltschen Keulen stets bei den Tieren auftreten, bei denen, wie z. B. bei Selachiern, das Zahlenverhaltnis der Stabchen und Zapfen zu Gunsten der einen von beiden variiert. „Sie scheinen sowohl für die Stäbchen als auch für die Zapfen als deren Ersatz im Raume aufzutreten."

Die Verlagerung von Nervenzellen in die Nervenfaser- und innere plexiforme Schicht, die geringe Mächtigkeit der äußeren plexiformen Schicht und die Schicht der Horizontalzellen, welche zu den Haupteigentümlichkeiten der Selachierretina gehören, ermangeln noch der Erklärung hinsichtlich ihrer funktionellen Bedeutung. Ueber die Bedeutung der horizontalen Zellen sind zwar schon verschiedene Vermutungen ausgesprochen. Sie stellen nach Schieferdecker (90) und Neumayer (76) einen Befestigungs- oder Stützapparat dar, andere, wie Dogiel (25) und Ramon y Cajal (17) erklären sie für nervöse Elemente. Worauf ihre eigentümliche Ausbildung im Selachierauge beruht, ist bislang noch nicht zu ermitteln gewesen. Bemerkenswert ist, daß sie bei den in großen Tiefen lebenden Arten Spinax und Chimaera nicht als gesonderte Schicht von den inneren Körnern zu scheiden sind.

Die radialen Stützfasern lassen bei Chimaera, weniger deutlich bei Acanthias erkennen, daß jede Stützfaser aus einer Anzahl schwach spiralig umeinander gewundener Fasern besteht. Der spiralige Bau, auf dessen Bedeutung in der Botanik häufig, in der Zoologie in einzelnen Fallen von Krumbach (50) hingewiesen worden ist, bezweckt die Erhöhung der Elastizität. Die spiralig gebauten Stützfasern wirken im Prinzip so wie Sprungfedern und garantieren dafür, daß die Retina nach vorübergehenden schwachen Deformationen durch Schwankungen des intraokularen Druckes ihre ursprüngliche Form und Dicke wiedererhält.

Die Zahl dieser Fasern nimmt von der Sehnerveneintrittsstelle nach außen hin kontinuierlich ab.

Ihre verbreiterten Enden vereinigen sich zu einer, allerdings keineswegs in allen Schnitten erkennbaren äußerst dünnen Membrana limitans interna. Diese ist es wahrscheinlich, in welcher das Häutchen, welches das Corpus ciliare bedeckt und die Zonula Zinnii bildet, im Zusammenhang steht. Hierüber im Kapitel „Glaskörper und Zonula".

Das Außenblatt der Retina ist im Bereich der Pars optica retinae stets ein sehr flaches, unpigmentiertes einschichtiges Epithel. Diese Eigenschaft kommt ihm zweifellos deshalb zu, weil es das auf der Netzhaut fallende Licht hindurchlassen soll, so daß es vom Tapetum lucidum reflektiert wird und die Netzhaut zum zweiten Male trifft. Wenn Neumayer (76) es als pigmentiert beschreibt, so hat er offenbar Zellen aus dem Bereich der alleräußersten Netzhautperipherie vor sich gehabt, in diesen findet sich tatsächlich Pigment, welches in der Pars ciliaris im Außenblatte, in der Pars iridiaca in beiden Blättern regelmäßig auftritt.

Fortsätze der Zellen des Außenblattes konnte ich nicht sicher konstatieren, da ich sie von abgerissenen Stäbchenaußengliedern nicht sicher unterscheiden konnte. Ihr Zweck wäre mir unverständlich, da sie natürlich auch kein Pigment enthalten, wie die physiologisch wichtigen Fortsätze des Pigmentepithels vieler Tiere. Das Vorhandensein der Fortsätze kann gleichwohl nicht geleugnet werden, da sie neuerdings von Retzius (86) genau beschrieben sind.

Retzius beschreibt ferner eigentümliche Zellen mit langen Fortsätzen zwischen den polyedrischen Zellen des Retinaepithels.

2. Chorioidea.

An der Chorioidea der Selachier lassen sich von innen nach außen folgende 4 Schichten unterscheiden:

1) ein Endothel,
2) ein Tapetum lucidum,
3) eine Vasculosa,
4) eine Suprachorioidea.

Abweichungen von diesem Schema kommen nur vor, insofern vor dem Tapetum kein Endothel, sondern eine Choriocapillaris liegen kann (Chimaera und Torpedo), und insofern die Suprachorioidea häufig fehlt. Stets fehlt eine Argentea der Chorioidea, während sie in der Iris vorhanden ist.

Endothel und Tapetum (Taf. XXIX, Fig. 6).

Wo die Choriocapillaris fehlt, folgt auf die Retina außen das Tapetum lucidum, nur bedeckt von einem stets einschichtigen, aus sehr flachen Zellen bestehenden Endothelhäutchen (*e*), das wahrscheinlich mit der „hellen homogenen Haut“ Leydigs (57) und der „Glashaut“ Bergers (10) identisch ist, in welchem ich aber stets Zellkerne nachweisen konnte. Nach innen zu scheint

dieses Endothel eine äußerst feine Cuticula abzuscheiden, die sich bei Van Gieson-Färbung rot tingiert, im Gegensatz zu den gelb gefärbten Zellen.

Beim Studium des Tapetum fällt meist zuerst auf, was bisher nur Schaper (89) beschrieb, daß „das Pigment der innersten Zone in säulenartigen geraden Zügen gruppiert" ist, die in regelmäßigen Abständen angeordnet sind und zur Oberfläche der Epithelschicht in einem spitzen Winkel verlaufen. Dies Verhalten finde ich mit Schaper häufig über die ganze Retina verbreitet, häufig aber stehen in meinen Präparaten im Augengrunde die Züge des Pigments nicht in einem spitzen Winkel gegen die Retina, sondern laufen ihr fast oder völlig parallel. Wahrscheinlich aber ist dies nur eine Folge postmortaler Veränderungen, und es ist anzunehmen, daß sie in vivo sogar senkrecht zur Retina stehen. 3 μ dünne Schnitte von Squatina ließen erkennen, daß diese Pigmentzüge (*p.z*) die Fortsätze von Pigmentzellen sind, die in einer nach außen von den Pigmentzügen folgenden Schicht (*p.z.z*), der „Pigmentlage" Leydigs, tangential zusammengelagert sind. Bei sehr dünner Chorioidea ist die Pigmentlage von der stark pigmentierten Vasculosa nicht zu trennen (Chimaera). An Stelle der säulenförmigen Pigmentzüge erscheinen stellenweise (Torpedo) breite Pigmentklexe; diese sind die Flächenbilder, die säulenförmigen Züge die Querschnittbilder der Pigmentfortsätze, die mithin flächenartig sind. Die Räume zwischen den Pigmentfortsätzen werden durch rektanguläre Zellen erfüllt, deren zellige Natur ich durch das Auffinden von Kernen bei Chimaera nachweisen konnte. Sie sind meist wasserhell, selten mit nicht färbbaren, gelblichgrauen, zum Teil nadelförmigen Massen erfüllt. Diese sind zweifellos die irisierenden Kristalle (Scyllium) oder deren Reste (Spinax, Chimaera), ihr häufiges Fehlen dürfte auf die Einwirkung der Fixierungsflüssigkeiten zurückzuführen sein. So könnte man meine Beobachtungen mit den Mitteilungen Leydigs und Bergers, daß das Tapetum aus Kristalle enthaltenden Zellen bestehe, am besten in Einklang bringen. Und wenn Leydig über das makroskopische Aussehen des Tapetum sagt, das Tapet bestehe aus goldgrünen, herrlich schimmernden Schüppchen von meist länglicher Gestalt, sich dachziegelförmig deckend, dazwischen stellenweise kleine, schwarze Lücken, so sind die schwarzen Lücken, die ich sehr ähnlich bei Acanthias beobachtete, eben die zwischen die kristallhaltigen Zellen hindurchtretenden Fortsätze der dahinter liegenden Pigmentzellenschicht.

Fehlt die Choriocapillaris, so wird sie ersetzt durch kleine, dünnwandige, im Tapetum liegende Gefäße (*g*), deren Wand nur aus einem Endothel besteht, die das Tapetum durchsetzen und bis an das Endothel der Chorioidea treten. Letzteres steht dann im Zusammenhang mit dem Gefäßendothel. Häufig verbreitet sich der Querschnitt des Lumens unter dem Endothel der Chorioidea T-förmig.

Choriocapillaris.

Die Choriocapillaris kommt zu stande, wenn diese Gefäße an der Innenseite des Tapetum sich in einer Schicht ausbreiten, nachdem sie sich bis zum Kaliber der Kapillaren verdünnt oder verästelt haben. An einigen Stellen treten natürlich Gefäße aus der Vasculosa durchs Tapetum hindurch zur Choriocapillaris, das Tapetum wird aber hier seltener von Gefäßen durchbrochen als in dem eben besprochenen Falle, wenn die Choriocapillaris fehlt. Ich kann Leydig darin nicht beistimmen, daß nach innen vom Tapetum die Gefäßhaut liege, noch Berger, daß das Tapetum nach außen stets auf die Choriocapillaris folge. Ersteres trifft nie zu, letzteres finde ich nur in den wenigsten Fällen unter den Selachiern. In Bergers Abbildungen finde ich auch nichts davon gezeichnet.

Vasculosa.

Nach außen von dem Tapetum liegt die Gefäßschicht. Dieselbe enthält viele Gefäße verschiedensten Querschnittes mit wohlausgebildeter Gefäßmuskulatur, außerdem aber viele Gefäße kleinsten und großen Kalibers, die nur endotheliale Wandung oder höchstens außerdem noch eine Adventitia besitzen, während die Media fehlt. Erstere sind zweifellos die Arterien, da sie mit den ins Auge eintretenden Arterien in Verbindung stehen und die Arterien stets eine wohlausgebildete Muskulatur besitzen, letztere stehen mit den Abflußvenen in Verbindung (Acanthias acanthias), stellen also die Venen der Chorioidea dar, die diese eigentümliche Beschaffenheit besitzen. Sie überwiegen die Arterien an Menge bei weitem. Das wenige zwischen den Gefäßen liegende Bindegewebe ist stets dicht mit Pigment erfüllt. Die Identifizierung dieser Schicht mit den von früheren Autoren beschriebenen ist nicht ganz klar, wahrscheinlich stellt sie zum Teil die Vasculosa Bergers dar.

Suprachorioidea.

Die dritte Schicht, die wir als Suprachorioidea bezeichnen können, fehlt häufig. Wenn sie überhaupt vorhanden ist, ist sie im Augengrunde stark entwickelt, nach dem Aequator zu verdünnt sie sich bis zum Schwinden (cf. Textfigg. im Speziellen Teil). Sie besteht außer bei Laemargus aus faserigem Bindegewebe, in welchem wenige Gefaße liegen, von gleicher Beschaffenheit wie die der Vasculosa. Ihre Wandungen sind von wenig Pigment umgeben. dasselbe spielt jedoch nur eine untergeordnete Rolle, und hauptsächlich ist diese Schicht unpigmentiert und dadurch, sowie durch ihre Armut an Gefäßen sicher von der Vasculosa zu unterscheiden, obwohl sie mit der Vasculosa zusammen jedenfalls die Vasculosa Bergers darstellt. Von ihr läßt sich die Vasculosa stets leicht abtrennen, während sie selbst an der Sclera festhaftet. Die Trennung zwischen ihr und der Vasculosa ist im mikroskopischen Präparat am deutlichsten im Augengrunde in der Nähe des Sehnerven, da hier der innerste Teil der Schicht zu einer vorwiegend aus tangentialen Fasern bestehenden Lage, vielleicht der „Bindegewebslamelle“ Bergers, ausgebildet ist.

Bei Acanthias acanthias finde ich im Horizontalschnitt (Fig. 1), daß die Fasern der Suprachorioidea sich zu Strangen vereinigen, die Räume umgrenzen, welche mit sehr wenigen Fasern erfüllt sind und zwischen diesen je ein Gefaß enthalten. Ich glaube hierin die von Berger bei Squatina beschriebenen und abgebildeten „Hohlräume“ wiederzuerkennen, kann aber seiner Beschreibung im einzelnen, insbesondere der Angabe, daß die Hohlräume mit Endothel ausgekleidet seien, nicht beipflichten, ebensowenig daher seiner Auffassung von denselben als einer Modifikation des suprachorioidealen Lymphraumes.

Die Bindegewebsfasern der Sehnervenscheide verlieren sich zum großen Teil in der Suprachorioidea.

Die äußerste Schicht der Suprachorioidea geht in die innere Faserschicht der Sclera über. Schon hierdurch dokumentiert sich die Grenze zwischen Sclera und Chorioidea als unscharf und willkürlich. Dies gilt in noch höherem Grade, wenn Knorpelstücke von der Sclera aus in die Suprachorioidea hineinragen. Solche finde ich bei Acanthias acanthias, allerdings in geringer Entwickelung. In viel größerer Mächtigkeit aber tritt Knorpel bei Laemargus in, oder besser wesentlich an Stelle der Suprachorioidea auf. Er bildet hier (Fig. 10 u. 20) sehr dicke

Platten von mit Kanälchen durchzogenem, am Aequator aber radiär gefasertem Knorpel, der stellenweise mit dem hyalinen Scleraknorpel in Verbindung steht.

Die Herausdifferenzierung verschiedener Schichten in der Chorioidea ist natürlich ein Ausdruck für die eingetretene Arbeitsteilung, den verschiedenen Schichten fallen also verschiedene Funktionen zu, die im folgenden besprochen werden sollen.

Tapetum.

Das Tapetum, das keinem Selachier fehlt — Brückes Angabe (16), daß es bei Laemargus fehlt, möchte ich bezweifeln — findet sich im allgemeinen bei dunkellebigen Tieren und dürfte daher sicher von Bedeutung für das Sehen im Dunkeln sein.

Ueber seine Funktion ist eine Ansicht von Brücke (16), die auch Helmholtz (37) annimmt, weit verbreitet, daß nämlich das Tapetum als Spiegel wirke und die durch die Retina auf das Tapetum fallenden Strahlen reflektiere, so daß jedes Retinaelement von den auf dasselbe fallenden Lichtstrahlen zweimal erregt werde.

Pütter (82) verwirft diese Ansicht; das Tapetum stellt nach ihm bei Wassersäugetieren keinen Spiegel dar, sondern eine rauhe Fläche, so daß die Netzhaut im ganzen Bezirk des Tapetum einen diffusen Lichtreiz, nämlich den Reiz des von außen kommenden, durch das Tapetum diffus reflektierten Lichtes erfährt.

Darin kann ich Pütter durchaus beistimmen, nicht aber in der Erklärung der Bedeutung dieser Tatsache für das Sehen. Nach Pütter wirkt das vom Tapetum reflektierte Licht als submin imaler Unterschwellenreiz, der sich zu dem von außen kommenden Lichtreiz addiert und dadurch bewirkt, daß von außen kommende, ebenfalls unter der Empfindungsschwelle liegende Lichtreize über die Empfindungsschwelle gebracht werden und dadurch zur Wahrnehmung gelangen können.

Dies würde ich für denkar halten, wenn sich jener diffuse Lichtreiz nicht über einen großen Teil oder gar über die ganze Retina erstreckte, sondern nur diejenigen lichtperzipierenden Elemente träfe, die gerade ein Bild zu empfangen haben, und außerdem höchstens noch die diesen nahe benachbarten. Die Voraussetzung hierfür wäre am besten ein sehr unvollkommener Spiegel, und diese Voraussetzung ist bei Wassersäugetieren vielleicht noch am ehesten erfüllt.

Bei Selachiern aber finde ich häufig (Scyllium, Chimaera) ein sehr stark glänzendes Tapetum, und ich glaube daher,

daß, wenn es weniger stark glänzend ist, dies nur an der Fixierung liegt. Bei Scyllium z. B. finde ich bei Fixation mit Perényischer Flüssigkeit ein stark glänzendes Tapetum, bei Formolfixierung dagegen keine oder nur sehr geringe Spuren von Glanz. Daß namentlich die in großen Tiefen lebenden Selachier ein sehr stark glänzendes Tapetum haben, wird sehr wahrscheinlich, da dasselbe bei Teleostiern, die in großen Tiefen leben, beobachtet ist (Berger, 11).

Je vollkommener nun die spiegelnde Hohlkugelfläche ist, um so stärker und zugleich um so diffuser ist die ganze Retina beleuchtet, sobald ein Lichtreiz auf einen beliebigen Punkt der Retina trifft. Denn es läßt sich mathematisch erweisen, daß eine spiegelnde Hohlkugelfläche infolge allseitiger Reflexion gleichmäßig beleuchtet ist, sobald nur ein Punkt derselben leuchtet. Dies trifft nun auch annähernd für das mit Tapetum versehene Auge zu, in welchem natürlich als leuchtende Punkte diejenigen Punkte der Retina aufzufassen sind, in denen von außen kommende Lichtstrahlen sich sammeln. Daß dasselbe in gewissem Grade sogar für das menschliche Auge gilt, dem doch ein Tapetum fehlt, läßt sich schon aus der Möglichkeit des Augenspiegelns folgern.

Ist nun also die Retina nicht nur an einer eng umschriebenen Stelle gereizt, sondern kommt ein diffuser Lichtreiz auf der ganzen Retina hinzu, so tritt das Webersche Gesetz in Kraft, nach welchem die Empfindungsunterschiede nicht den Reizunterschieden proportional sind, sondern dem jedesmaligen Verhältnis von Reizunterschied zum schon vorhandenen Reiz: $\triangle E = c \cdot \frac{\triangle R}{R}$. Der schon vorhandene Reiz wird durch die diffuse Grundbelichtung dargestellt und durch ein glänzendes Tapetum vergrößert, die Empfindungsunterschiede werden mithin verringert, und die Reizschwelle wird erhöht, kurz gesagt: durch das Tapetum wird das Auge teilweise geblendet. Es werden also für das mit Tapetum versehene Auge manche Lichtreize unter der Empfindungsschwelle liegen, die von dem Auge ohne Tapetum empfunden werden könnten.

Hierin muß also die Bedeutung des Tapetum liegen. Wir müssen nach Lichtreizen suchen, die das im Dunkeln sehende menschliche Auge empfindet, die aber störend sind und deren Ausschaltung aus der Empfindungssphäre daher von Nutzen ist.

Solche Lichtreize sind die entoptischen Erscheinungen, die wir empfinden, sobald wir dafür sorgen, daß nur eine einzige eng umschriebene Stelle der Retina vom Licht getroffen wird und nicht, wie bei gewöhnlicher Tagesbeleuchtung, alle Netzhautteile außerdem diffus beleuchtet werden. Die entoptische Erscheinung, welche das Haupthindernis für das Sehen im Dunkeln beim Menschen bedeutet, ist das Eigenlicht der Netzhaut. Dieses Eigenlicht und die Gesichtstäuschungen, die es veranlassen kann, sind namentlich von AUBERT (2) und HELMHOLTZ (36) beschrieben worden. HELMHOLTZ sagt (S. 6), „daß die Fleckigkeit des Eigenlichts wirklich das Haupthindernis für die Wahrnehmung sehr schwach beleuchteter, namentlich kleinerer Objekte bildet, indem dieselben zwischen den Flecken des Eigenlichts verschwinden und mit solchen verwechselt werden".

HELMHOLTZ entwickelt dann eine auf das FECHNERsche Gesetz gegründete mathematische Theorie des Einflusses der fleckigen Verteilung des Eigenlichts der Netzhaut auf die Größe der Unterschiedsschwellen, auf die hier natürlich eingegangen werden muß. Er kommt zu dem Schlusse (S. 11): Infolge der Fleckigkeit des Eigenlichts wird für kleine objektive Lichtstärken „die Wahrnehmung des Unterschieds *dr* deutlicher, als sie nach dem FECHNERschen Gesetz für die (scil. überall gleichmäßige) Intensität des Eigenlichts sein sollte, und der Schwellenwert *dr* kann also kleiner gemacht werden, ohne ununterscheidbar zu sein". Hier liegt ein Gegensatz zwischen HELMHOLTZ' vorher mitgeteiltem Schlusse aus den Beobachtungen einerseits und seiner Theorie andererseits, ein Gegensatz, auf den übrigens HELMHOLTZ nicht eingeht. Zur Lösung des Rätsels kann wohl der Umstand beitragen, daß HELMHOLTZ's Theorie nicht den ständigen Wechsel des Eigenlichts berücksichtigt, und dieser gerade ist es, der den Wert des Auges für das Sehen im Dunklen vornehmlich herabsetzt. Die von HELMHOLTZ erwähnte Uebereinstimmung seiner Theorie mit den Messungsergebnissen von KÖNIG und BRODHUN (48) ist vielleicht nur eine scheinbare, denn niemand vermag die Helligkeit des Eigenlichts objektiv zu messen. Durch ungefähre Schätzung derselben kommt jedoch HELMHOLTZ selbst zu dem Ergebnis: „Daß die Strecke, welche sie (KÖNIG und BRODHUN) als Stärke des Eigenlichts deuten, verhältnismäßig viel zu klein ist, selbst im Vergleich zu den Flecken des Eigenlichts, ist für meine Augen unzweifelhaft."

Jedenfalls steht es fest, daß bei schwachen Beleuchtungen das Eigenlicht der Netzhaut die Sehfunktion stört. Es liegt nun sehr

nahe, diese Verhältnisse des menschlichen Auges auf das tierische zu übertragen. Ist nun bei im Dunkeln sehenden Tieren ein Tapetum vorhanden, das für eine diffuse Gesamtbelichtung der Netzhaut sorgt, so ist es sehr wohl denkbar, daß dadurch zwar die Empfindlichkeit für Lichtunterschiede herabgesetzt wird, daß dafür aber die störenden Lichtreize des Eigenlichts unter die Empfindungsschwellen gebracht werden und so das Tier vor den Tauschungen bewahrt wird, denen wir Menschen ausgesetzt sind.

Was die Ausdehnung des Tapetum betrifft, so ist diese stets ziemlich bedeutend; doch zeigt sich mitunter (Scyllium, Chimaera) deutlich eine Bevorzugung des horizontalen Meridians durch stärkere Entwickelung des Tapetum, wodurch die entsprechende Region der Netzhaut als die Region des schärfsten Sehens charakterisiert wird, in Uebereinstimmung mit dem im Kapitel „Retina" gezogenen Schlusse.

Das schwarze Pigment, welches dem Tapetum der Selachier eigentümlich ist, dient zweifellos zur Abschwächung des durch die irisierenden Kristalle hervorgerufenen Glanzes. Es findet sich demgemäß am stärksten bei den tagesmunteren Arten (Acanthias, Mustelus), am schwächsten bei den in großen Tiefen lebenden (Spinax, Chimaera). Da die Pigmentzellen der Chorioidea der Wirbeltiere kontraktil sind (Münch. 75), so ist es wahrscheinlich, daß die Fortsatze der Pigmentzellen im Selachierauge auch eingezogen und ausgestreckt werden können, so daß das Tier im stande ist, den Glanz des Tapetum nach Bedürfnis zu verstärken und abzuschwächen [1]).

Choriocapillaris.

Die das Tapetum durchsetzenden und bis an das Chorioideaendothel tretenden Gefäße vikariieren mit der Choriocapillaris, und beide dienen offenbar wesentlich zur Ernährung der Netzhaut, vielleicht auch des Tapetum. Was im einen Falle diese, im anderen jene Ausbildung dieses Ernährungsapparates bedingte, weiß ich nicht zu sagen, es ist nur festzustellen, daß die Choriocapillaris

1) Anmerkung bei der Korrektur: Dies scheint mir sicher mit der Tatsache übereinzustimmen, die ich inzwischen in der biologischen Station zu Bergen konstatierte, daß bei starker Belichtung des Auges von Acanthias der Glanz des Tapetum einem gleichmäßigen, glanzlosen Schwarz weicht.

bei sehr verschiedenen und ganz verschieden lebenden Selachiern gefunden wurde.

Vasculosa.

Die Haupteigentümlichkeit der Vasculosa, das Fehlen der Media in den sehr zahlreichen venösen Blutbahnen, deutet auf eine große Passivität des Venenapparates hin. Der Abfluß des Venenblutes wird offenbar nur durch den arteriellen Blutdruck bewirkt. Durch die große Menge der venösen Blutbahnen wird wahrscheinlich eine gute sogenannte „Windkesselwirkung" erzielt und ein konstanter Druck im Auge bis zu gewissem Grade garantiert. Dies ist sehr wesentlich für Fische, deren Auge in verschiedenen Meerestiefen verschiedenen äußeren Druckhöhen ausgesetzt ist.

Wird jedoch der Außendruck so stark und dauernd erhöht, daß die kompensierende Wirkung der Windkesseleinrichtung damit nicht Schritt halten kann, so wird wahrscheinlich durch die schiefen Durchbohrungen, mit denen alle Gefäße die Sclera durchbohren, der Blutabfluß nach dem bekannten Prinzip der schiefen Durchbohrung vermindert oder verhindert, und es wird, allerdings unter Erhöhung des Druckes, wenigstens eine konstante Flüssigkeitsmenge im Bulbus erhalten und dieser dadurch vor Deformationen seiner Gestalt bewahrt.

Suprachorioidea.

Wir kommen endlich zur Suprachorioidea. Sie fehlt bei allen den Selachiern, bei welchen zwischen Bulbus und Cranium nur sehr weniges retrobulbäres Gewebe liegt, wie bei den Fischen mit relativ sehr großen Augen, Chimaera und Spinax, ferner bei Galeus, Mustelus, Carcharias, Scyllium, Lamna, Selache, sie ist dagegen vorhanden bei Laemargus, Acanthias und bei denen, deren relativ kleineres Auge vom Cranium infolge dorsiventraler Abplattung weiter entfernt ist, d. h. bei allen Plattfischen: Squatina, Raja, Torpedo. Bei diesen ist sie, wie schon gesagt, stets am stärksten am Augengrunde entwickelt, am Aequator ist sie stets auf Null reduziert. Sie stellt offenbar nur ein Füllgewebe dar, welches, im Augengrunde zwischen Sclera und Gefäßschicht der Chorioidea eingeschoben, eine Verlängerung des Bulbus kranialwärts ermöglicht und so das Auge gleich anderen Teilen in der Querrichtung zur Körperachse verlängert. In dieser Schicht liegt

natürlich zum Teil der Sehnerv, dessen Bindegewebsscheide in die Suprachorioidea ausstrahlt, ferner liegen in ihr die Gefäße, die bei Arten mit dünner Chorioidea und ohne Lamina fusca ausgesparte Rinnen in der Sclera für sich beanspruchen. Die bei Acanthias (Fig. 1) konstatierte Anordnung der Bindegewebsfasern zu radiären Faserzügen und die Verminderung der Fasersubstanz zwischen diesen Faserzügen dient jedenfalls der möglichst großen Ausnutzung von möglichst wenigem Material. Die Lagerung der Gefäße zwischen den Faserzügen, nicht innerhalb derselben, bedeutet weiter nichts, als daß jene Faserzüge zweckmäßig so verlaufen, daß sie niemals auf die Gefäßstämme treffen, sondern zwischen sie hindurch verlaufen. Durch Aufnahme von Knorpel übernimmt bei Laemargus die Suprachorioidea zum Teil die Aufgabe der Sclera.

Er soll schon hier auf die im Kapitel „Bulbusstütze" näher zu besprechende Tatsache hingewiesen werden, daß die Suprachorioidea stets in den Augen auftritt, die einer Bulbusstütze aufsitzen. Sie fehlt stets, wenn die Bulbusstütze gleichfalls fehlt oder (bei Lamna, Selache und Carcharias) rudimentär ist. Bei Centrina fehlt die Bulbusstütze, die Suprachorioidea ist bei einem Individuum vorhanden, beim zweiten fehlt sie, diese individuelle Variation läßt sie hier als rudimentär erscheinen.

3. Corpus ciliare.

Für das Selachierauge ist die Ausbildung eines mit dem Corpus ciliare der höheren Wirbeltiere verglichenen Organs charakteristisch. Dasselbe folgt als Fortsetzung der Chorioidea unmittelbar nach vorn auf den der Pars optica retinae anliegenden Teil der Chorioidea und stellt eine im Bereich der Grenze von Sclera und Cornea liegende Zone von Radiärfalten dar. Die durchschnittliche Dicke ist gleich der der benachbarten Chorioidea und Iris. Meist reicht es bis auf die Unterseite der Iris, die es also zum Teil noch bedeckt. Gewöhnlich setzen sich die Radiärfalten stark geschwächt auf die Unterseite der Iris fort. Der Verlauf der Falten ist im allgemeinen ein ziemlich regelmäßiger und streng radiärer, nicht selten aber verschmelzen 2 Falten nach innen zu einer, oder eine einzelne verstreicht völlig nach innen. Die Verschiedenheiten der Form der Ciliarfalten sind nicht im entferntesten mit den von Virchow (101) beschriebenen mannigfaltigen Formen bei Säugetieren zu vergleichen. Wichtiger

als die geringen Formbesonderheiten sind die Größenverhältnisse der Falten. Stets sind die Falten ganz erheblich viel schwächer als im Säugetierauge, da sie höchstens nach Zehnteln von Millimetern zu messen sind. Ziemlich scharf gefältelt finde ich diese Zone bei Mustelus, erheblich schwächer bei Acanthias, Chimaera und vielen anderen, sehr schwach aber, so daß die Falten kaum sichtbar sind, bei Spinax. Natürlich ist die Größe der Falten auch abhängig von der Größe des Auges, und so finde ich sehr kräftige Faltungen in dem großen Auge von Lamna cornubica, sehr schwache bei Squatina und Torpedo. Stets liegt über der Faltenzone das gelatinöse Häutchen, das als eine Art Zonula Zinnii vom pupillaren Rande des Corpus ciliare zur Linse zieht.

Was die Histologie dieses Teiles betrifft, so verlaufen in demselben viele Gefäße mit nur endothelialer Wandung, sehr viel weniger Arterien. Die Falten aber sind, wovon ich mich bei Acanthias und Mustelus überzeugte, fast ausschließlich Bildungen der Retina, zwischen die beiden Blätter einer Falte ragt stets nur sehr wenig Pigmentzellen enthaltendes Bindegewebe (*bdg*) hinein (Taf. XXIX, Fig. 4. Der Schnitt ist schief durch den Ciliarfortsatz geführt, so daß dieser stark verlängert und verbreitert erscheint). Stellenweise findet sich darin auch wohl eine Kapillare, die aber offenbar nur zur Ernährung der Falten dient und nicht mit den großen Gefäßansammlungen im Säugetierauge vergleichbar ist. Das Außenblatt der Retina ist stets stark pigmentiert, das Innenblatt pigmentfrei.

Dorsal und ventral im Auge sind die mittelsten Falten häufig pupillarwärts verlängert, häufig auch verkürzt, wodurch jedesmal hervorgerufen wird, daß sie gerade dorsal bis zum Ligamentum suspensorium lentis, ventral bis zum Linsenmuskel reichen, und nicht weiter nach innen.

Die Uebereinstimmungen der Faltenzone mit dem Corpus ciliare der höheren Wirbeltiere sind in der Lage zur Chorioidea und Iris, zur Sclera-Corneagrenze und zur Zonula Zinnii, sowie in der Radiärfältelung zu suchen. In diesen Beziehungen gleicht das Gebilde dem echten Corpus ciliare, und ich stehe daher nicht an, es auch hier als Corpus ciliare zu bezeichnen, trotz der wichtigen Unterschiede, unter denen vielleicht weniger das Fehlen besonderer Processus ciliares, bei weitem mehr aber das Fehlen der Ciliarmuskeln bei Selachiern in Betracht kommt. Hat man doch auch nie Bedenken getragen, eine Fischiris, die in der Muskulatur nicht nachgewiesen werden konnte, als Iris

zu bezeichnen. Das Fehlen besonderer Processus ciliares aber ist wohl nur der Ausdruck der überhaupt schwächeren Entwickelung des Organs bei Selachiern.

Ueber die Funktion des Corpus ciliare ist man nicht einmal bei Säugetieren ganz im Klaren. Feststehend ist nur auf Grund von Experimenten, daß es der Absonderung — um einen möglichst indifferenten Ausdruck zu gebrauchen — von Kammerwasser dient. Außerdem wird namentlich von Rabl (84) vermutet, daß es der Regulierung des intraokularen Druckes bei Accommodationsbewegungen diene. Wenn Hess und Heine (40) bei den Accommodationsbewegungen keine Druckschwankungen konstatierten, so soll deren Fehlen eben, nach Rabl, der Regulation des Druckes durch das Corpus ciliare zuzuschreiben sein.

Kehren wir nun zu den Selachiern zurück, so hält man die Absonderung von Kammerwasser durch das Corpus ciliare bei ihnen deshalb für wahrscheinlich, weil unter den Fischen im allgemeinen das Corpus ciliare mit Netzhautgefäßen zu vikariieren scheint. Fehlt das Corpus ciliare, wie bei den Knochenfischen, so dürfte der Flüssigkeitswechsel des Glaskörpers vom Kammerwasser aus erfolgen (Leuckart, 55). Schwierigkeiten scheint mir dabei allerdings das dem Corpus ciliare aufliegende gelatinöse Häutchen zu bereiten, dessen Durchlässigkeit für die Serumflüssigkeit dabei angenommen werden muß.

Die zweite Funktion, die Regulierung des intraokularen Druckes bei Accommodationsbewegungen, kommt dem Corpus ciliare in dem Selachierauge offenbar nicht zu, denn die Hauptbedingung hierfür, nämlich das Vorkommen von Gefäßen in den Fortsätzen, fehlt hier. Erhebliche plötzliche Schwankungen des intraokularen Druckes durch Accommodationsbewegungen kommen im Selachierauge aber sicher überhaupt nicht vor, da die Accommodation der Selachier im Gegensatz zu der der Teleostier gar nicht nachweisbar ist (Beer, 6) und höchstens sehr rudimentär ausgebildet sein kann.

Nun ist aber noch nicht alles am Corpus ciliare der Selachier erklärt, und zwar besonders nicht das Auftreten der Radiärfalten in ihrer verschiedenen Stärke. Sicher wird durch diese eine Vergrößerung der Oberfläche bewirkt. Was den Zweck dieser Oberflächenvergrößerung betrifft, so ist vielleicht die Vermutung gerechtfertigt, daß sie einfach nur eine stärkere Befestigung der Zonula Zinnii ermöglichen sollen.

Durch diese Vermutung wird manches erklärt. Am stärksten sind ja die Radiärfalten bei Mustelus ausgebildet, wo auch der

Linsenmuskel verhältnismäßig kräftig ist und das das Corpus ciliare deckende Häutchen auch besonders stark sein soll (Virchow, 100). Bei Selachiern mit kleinem Linsenmuskel, deren Linse also am allerwenigsten bewegt wird, wie Acanthias vulgaris und ganz besonders Spinax, ist die Ausbildung der Falten auch sehr schwach. Ferner wissen wir jetzt, warum die Falten häufig dorsal und ventral verkürzt oder verlängert sind, so daß sie gerade die für die Accommodation bedeutsamsten Teile der Zonula, nämlich das Ligamentum suspensorium und die „Sehne" des Muskels, erreichen. Kommt eine ähnliche Funktion auch den Falten im Corpus ciliare der Säugetiere zu, so erklärt es sich auch ohne die Hypothese von der Regulation des intraokularen Druckes, warum die Processus ciliares unter den Säugetieren stets bei denen die stärkste Ausbildung zeigen, bei welchen der Accommodationsmuskel am kräftigsten wirken muß, eine Tatsache, auf die Rabl (84) hinweist. Unerklärt aber bleibt das Fehlen des Corpus ciliare bei Teleostiern und die Tatsache, daß sich die Ciliarfalten meist auf die Unterseite verschwächt fortsetzen. Letzteres wurde auch von Virchow (101) in Säugetieraugen beobachtet.

4. Iris.

Die Iris tritt bei Selachiern in zwei bezw. drei verschiedenen Typen auf, die scharf gegeneinander abgegrenzt sind und sehr leicht die Selachier in die drei biologischen Gruppen einteilen lassen, die schon im Kapitel „Retina" beiläufig wiederholt genannt wurden.

Will man zwei Typen aufstellen, so muß man scharf unterscheiden zwischen den Nachtselachiern, deren Iris bei der Tagesmiosis nur eine äußerst schmale spaltförmige Pupille offen läßt, und den Tag- und Tiefenselachiern, die beide einer so stark schließbaren Pupille nicht bedürfen und daher eine Iris mit weiter geöffneter, runder Pupille besitzen. Da es aber wahrscheinlich ist, daß die im Dunkeln lebenden Tiefenselachier von Nachttieren abstammen und ihre Iris jedenfalls in Bezug auf Ausdehnung und Kontraktionsfähigkeit wesentlich hinter der Iris der Tagselachier zurücksteht, so ist es biologisch richtiger, folgendermaßen zu klassifizieren:

1) Nachtselachier: Pupille bei Tage spaltförmig, sehr eng: Scyllium, Torpedo, Squatina, Lamna, Selache (cf. Fig. 25).

2) Tagselachier: Pupille rundlich und weiter: Galeus, Mustelus, Acanthias, Centrina, Carcharias (cf. Fig. 26).

3) Tiefenselachier: Pupille gleichfalls rundlich, noch viel weiter: Spinax, Chimaera (cf. Fig. 27).

Fig. 25.

Fig. 26.

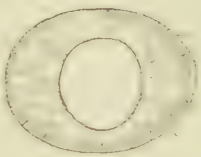

Fig. 27.

Fig. 25. Schema der Iris der Nachtselachier.
Fig. 26. Schema der Iris der Tagselachier.
Fig. 27. Schema der Iris der Tiefenselachier.

Als Unterabteilung würden zu 1) die mit Operculum pupillare versehenen Rochen gehören, die auch Nachttiere sind.

Damit ist das Wesentliche über die makroskopische Anatomie der Iris erschöpft, hinzuzufügen ist nur noch, daß erklärlicherweise die Iris dorsal und ventral stark verdickt ist, wenn nahe ihrem Rande Linsenmuskel und Ligamentum suspensorium lentis an ihr befestigt sind.

Dem mikroskopischen Bau nach läßt die Pars mesoblastica iridis keine große Regelmäßigkeit in der Anordnung von Schichten erkennen; wo im speziellen Teile Schichten beschrieben wurden, ist dies wenig wesentlich. Pigment findet sich meist in der Umgebung der Gefäße, sowie in der Argentea, deren Hauptbestandteil kristallartige Elemente sind. Solche finde ich nur bei Acanthias, bei den übrigen dürften sie jedoch in vivo nicht oder nicht immer fehlen und nur durch die Fixierungsmittel zerstört sein. Wesentlich ist das gänzliche Fehlen von mesodermalen Muskelfasern, die ich in der Iris ebenso wenig wie im Corpus ciliare oder in der Chorioidea fand. Insbesondere kann ich die von Haller (34) in seinem neuen Lehrbuch gezeichneten und beschriebenen Muskelfasern, die sich von der Iris gegen die Sclera und Chorioidea hin erstrecken sollen, nicht bestätigen.

Nach Beer (6) sind jedoch den Selachiern sehr lebhafte Irisbewegungen eigen, und dem entspricht es, daß sie sehr deutlich erkennbar epitheliale Muskulatur in der Iris besitzen.

Koganëi (46) fand schon den Sphincter bei Carcharias und Scyllium, während er sein Fehlen bei Heptanchus und bei Galeus canis vermeldete. — Ueber die histologische Beschaffenheit und die morphologische Bedeutung der Irismuskulatur bei Selachiern erfahren wir jedoch noch nichts. Meine Untersuchungen führten zu Ergebnissen, die mit den bei höheren Wirbeltieren neuerdings

gewonnenen Ergebnissen in so überraschender Weise im Einklang stehen, daß man sagen kann, die bekannte „Dilatatorfrage" und überhaupt die Frage nach dem Ursprunge der gesamten Irismuskulatur wäre nicht so leicht zum Gegenstande so lebhafter Kontroverse geworden, hätte man die so einleuchtenden Bilder gekannt, die man durch Querschnitte durch die Selachieriris erhält.

Durch die neueren Forschungen von Grynfellt (33a), Heerfordt (35), Nussbaum (78, 79), Szili (95), Herzog (39) und anderen ist unzweifelhaft nachgewiesen worden, daß der Dilatator und Sphincter der höheren Wirbeltiere aus dem Außenblatte der Pars iridiaca retinae entstehen. Auf einem gewissen Stadium besteht die Sphincteranlage des Hühnchens nach Szili aus verdickten Zellen des Außenblattes, die dicht an der Umschlagstelle der beiden Blätter liegen. Vergleichen wir mit diesem Befunde die ausgebildete Irismuskulatur der Selachier (Taf. XXIX, Fig. 1—3), so zeigt sich, daß beide im Prinzip völlig miteinander übereinstimmen: während das pigmentierte Innenblatt (*i.b*) der Pars iridiaca retinae stets einschichtig bleibt, steht das Außenblatt (*a.b*), im allgemeinen gleichfalls einschichtig, mit der am Irisrande befindlichen, namentlich bei Acanthias, Scyllium, Squatina deutlich erkennbaren, aber auch bei anderen Haien nachweisbaren, aus pigmentierten glatten Muskelzellen bestehenden, vielschichtigen Irismuskulatur in so innigem Zusammenhange, daß an ihrer Zusammengehörigkeit nicht der mindeste Zweifel auftauchen kann, sondern man sagen muß, die Epithelzellen gehen am Irisrande in Muskelzellen über. Da selbstverständlich der epitheliale Charakter des Retinaepithels der ursprünglichere ist, so sind mit der größten Sicherheit und in bester Harmonie mit den Befunden bei höheren Wirbeltieren die Muskelzellen der hier vorliegenden Irismuskulatur als Derivate des Retinaepithels, also als Epithelmuskelzellen zu betrachten. Diese Tatsache lehrt also hier das erwachsene Tier mit derselben Beweiskraft, die beim Säugetier und Vogel nur vom Embryo zu erreichen war. Im Vergleich zu diesen höheren Wirbeltieren stellen also die Selachier hierin einen auf früherer Entwickelungsstufe zur Differenzierung des Gewebes geschrittenen Typus dar.

Im einzelnen bietet die Irismuskulatur mancherlei Besonderheiten, die jedoch weniger wesentlich sind als die angeführte allgemeine Tatsache. Bei Spinax und Chimaera, deren Pupille sehr weit ist, ist die Irismuskulatur äußerst schwach entwickelt. Fast überall ließen sich Sphincter- (*sph*) und Dilatatorfasern (*dil*) nachweisen. Ihr Verlauf zeigt sich übrigens, da die Pigmentierung

nicht sehr stark ist, in hinreichend dünnen, auf gewöhnliche Weise behandelten Schnitten mindestens ebenso deutlich als nach Entpigmentierung nach der bekannten Griffithschen Methode.

Eine besondere Art der Ausbildung, die mir ihrer Bedeutung nach nicht völlig klar geworden ist, zeigt sich im Operculum pupillare der Rochen. Dasselbe ist bekanntlich ein von oben her die Pupille bedeckender Irisfortsatz, der einem vielfach zerteilten Pflanzenblatte gleicht. Hier scheint mir das äußere Blatt an der Unterseite des Operculum hohe stark pigmentierte Cylinderzellen zu bilden, am Rande aber Muskelzellen, die senkrecht zum Rande, d. h. radiär verlaufen. Ueber die Bewegungen des Operculum sagt Milne-Edwards (70): „Dans l'état ordinaire elles (lanières) sont relevées derrière la portion supérieure de l'iris, mais sous l'influence d'une pression exercée sur le dessus de l'œil, elles se développent et ferment la pupille."

Der Grund für das Auftreten des Operculum pupillare dürfte im Fehlen beweglicher Augenlider bei Rochen zu suchen sein. Bei Torpedo fehlt jedoch das Operculum gleich der Beweglichkeit der Augenlider, und die Iris hat trotzdem eine spaltförmige Pupille wie bei Nachthaien.

Bei Galeus konnte festgestellt werden, daß die Pupillenweite selbst am toten Tier beträchtlichen Schwankungen unterliegt, ebenso bei Acanthias acanthias. Die Grenze der Pupillendilatation ist aber damit sicher noch nicht erreicht, obwohl die weiteste von mir gefundene Pupille schon mehr als den dreifachen Durchmesser der engsten hat.

Bei maximal erweiterter Pupille läßt nach Beer (6) die Iris der Selachier stets den Linsenrand sehen, es entsteht also ein aphakischer Raum, dessen Wirkung, wie wir mit Pütter (82) annehmen, gleich der Wirkung des Tapetum lucidum in einer diffusen Nebenbelichtung der Netzhaut besteht. Ueber den Zweck dieser Einrichtung ist also dasselbe zu sagen wie beim Tapetum lucidum.

5. Linse.

Das im folgenden über die Linse Mitgeteilte bezieht sich zum größten Teile nicht nur auf die Linse der Selachier, sondern auf die Linse der Fische überhaupt und ist das Resultat nicht sowohl eigener Beobachtungen, als vielmehr von Literaturstudien.

Die Unterschiede der Fischlinse gegen die Linse der Landtiere erklären sich bekanntlich aus einem doppelten Erfordernis:

die Fischlinse muß erstens, da das Wasser, in dem die Fische leben, stets gewisse Mengen Licht absorbiert, eine größere Menge Licht einfallen lassen, sie muß also größer sein; und zweitens muß sie, da das Wasser einen höheren Brechungskoeffizienten hat als die Luft, ihrerseits das Licht stärker brechen als die Landtierlinse.

Zu einer vollständigeren biologischen Würdigung der Fischlinse werden wir durch Schlußfolgerungen aus den Ermittelungen Matthiessens geführt.

Matthiessen (64) wies bekanntlich nach, daß die kugelige Fischlinse dadurch, daß der Brechungsindex der Linsensubstanz von den äußeren Linsenschichten nach dem „Kernzentrum" zu nach einem bestimmten mathematisch formulierten Gesetze[1]) zunimmt, zu einer aplanatischen und periskopischen wird, d. h. nicht nur die „Zentralstrahlen", sondern auch die „Randstrahlen", die den Linsenrand treffen, werden in einem Punkte der Netzhaut vereinigt und rufen, natürlich bei richtiger Einstellung, keinen Zerstreuungskreis hervor.

Dies ist in zweifacher Hinsicht wesentlich. Da die Randstrahlen nicht abgeblendet zu werden brauchen, so kann die Fischlinse im Verhältnis zur Landtierlinse bei gleichem Durchmesser mehr Lichtstrahlen sammeln, eine Eigenschaft, die, wie wir mit Pütter (82) erkennen, für die unter Wasser im Halbdunkel lebenden Tiere nur vorteilhaft ist. Ferner kann das Fischauge die für die Fische sehr günstige extrem seitliche Lage am Kopfe einnehmen, in der es beim Vorwärtsschwimmen des Fisches vor dem Druck der zu durchdringenden Wasser möglichst gut geschützt ist, ohne die Fähigkeit zu verlieren, Lichtstrahlen, die von einem vorwärts in der Richtung der Körperachse liegenden Punkte kommen, auf der Netzhaut zu sammeln. Diese Lichtstrahlen treffen dabei die nasale Fläche der Linse und geben trotzdem deutliche Bilder.

Zu weiteren Schlüssen kommen wir auf Grund folgender Tatsachen:

---

1) Dies Gesetz lautet: $n = N_1 \cdot \left(1 + \zeta \frac{b^2 - y^2}{b_2}\right)$, worin n den auf Luft bezogenen Index einer jeden Schicht, N_1 den auf Luft bezogenen Index der äußersten Linsenschicht, der Linsenkapsel (Corticalis), b den Linsenradius, y den Abstand einer jeden Schicht vom Zentrum und ζ eine bei Fischen sehr große Constante, das „Inkrement des Brechungsindexes" bezeichnet, die aus der Formel $N_m = N_1 (1 + \zeta)$, in welcher N_m den Index des Kernzentrums bedeutet, gewonnen wird.

1) Die Fischlinse ist, wie schon erwähnt, nahezu oder vollkommen kugelig, während die Linsen der Landtiere stets mehr oder weniger flach sind.

2) Der Brechungsindex der gesamten Linse, der sogenannte „Totalindex", ist bei Fischen höher als bei Säugetieren (Matthiessen, 65).

3) Die Zunahme der Brechungsindices der einzelnen Linsenschichten [1]) von außen nach innen, oder das „Inkrement des Brechungsindexes", ist bei Fischen im Verhältnis zur Landtierlinse sehr hoch (Matthiessen, 68).

4) Der Index der äußersten Linsenschicht, das Inkrement der Indices und der Index des „Kernzentrums" und der Totalindex der Fischlinse sind nicht nur höher als bei Landtieren, sondern sie sind ziemlich konstant, während diese Größen bei Linsen von Landtieren stärker schwanken [2]).

1) Wenn ich den von Matthiessen gebrauchten Ausdruck „Linsenschichten" anwende, so denke ich natürlich nicht etwa an einen geschichteten Bau der Linse, die „Schichten" bestehen vielmehr nur in der Vorstellung, in Wirklichkeit aber ist die Linse, wie wir durch Rabl (83) wissen, nicht geschichtet, und wir gehen gewiß nicht fehl, wenn wir auch eine stetige Zunahme des Brechungsindexes der Linsensubstanz von außen nach innen annehmen.

1) Wie weit und innerhalb welcher Grenzen dies zutrifft, läßt sich am besten aus den für den Index des Kernzentrums ermittelten Werten ersehen. Dieselben betragen bei Fischen, bezogen auf Luft

Karpfen	1,5247	(Matthiessen, 65)
Brachsen	1,5059	(„ 65)
Mullus	1,5247	(„ 65)
Hecht	1,5203	(„ 65)
Dorsch	1,5247	(„ 65)
Seebarsch	1,5260	(„ 62)
Wels	1,5396	(„ 67)

während bei Säugetieren größere Schwankungen innerhalb geringerer Werte, nämlich von 1,4037 bei Simia (Matthiessen, 65) bis 1,4751 bei Walen (Matthiessen, 68) vorkommen. — Die hier genannten Zahlen sind unter den von Matthiessen in den verschiedenen Schriften gemachten verschiedenen Angaben die das meiste Vertrauen verdienenden, denn sie beruhen auf Berechnung aus dem Index der Corticalis und dem Inkrement der Indices, und dieser Weg führt zu genaueren Resultaten als direkte Messung (Matthiessen, 64), oder gar als die Berechnung der Werte aus den Dimensionen des Auges in älteren Zeichnungen (Matthiessen, ibid.). Nur der Wert für den Seebarsch ist nach den von Matthiessen selbst gemessenen Dimensionen des Auges bestimmt worden, und der für Wale durch direkte Messung.

Aus diesen Tatsachen lassen sich folgende Schlüsse ziehen.

ad 1) Die brechende Kraft der Linse kann bei konstantem Durchmesser durch verstärkte Wölbung der Linsenflächen nur so lange gesteigert werden, bis die Linse kugelig ist. Dieses Maximum der Wölbung ist bei Fischen erreicht, ein Plus wäre nicht möglich. Selbst wenn man auf Grund theoretischer Erwägungen eine Steigerung der Wölbung für möglich erklären wollte, nämlich durch Herstellung einer in der Richtung der Achse verlängerten Linse, so ergibt sich doch deren Unmöglichkeit für den Organismus der Fische daraus, daß bei ihnen, bei denen es doch auf stark gewölbte Linsen abgesehen ist, die Linsen stets entweder völlig kugelig oder nur sehr wenig abgeplattet, nie aber auch nur eine Spur verlängert sind.

ad 2, 3 und 4) Wie wir wissen, wird eine Erhöhung des Brechungsindexes dadurch erreicht, daß die Linsenfasern einem der Verhornung ähnlichen Prozeß unterliegen. Daß dieser Prozeß bei einem bestimmten Grade der Verhornung seine Grenze erreichen muß, ist geradezu selbstverständlich. Da die Indices bei Fischen höher als bei Säugetieren sind und zugleich weniger variieren und die Zunahme der Indices von außen nach innen sehr rasch erfolgt, so muß angenommen werden, daß auch das Maximum der Verhornung und damit auch das Maximum der Brechkraft erreicht ist, ein Plus wäre auch in dieser Hinsicht nicht möglich.

Wir sehen also, daß die Fischlinse sowohl hinsichtlich ihrer Form als auch hinsichtlich ihres Brechungsindexes eine Maximalleistung des tierischen Organismus darstellt.

Durch diese merkwürdige Eigenschaft wird zugleich das Verhalten der Linse bei den Fischen ein sehr gleichartiges, die Linse bietet nicht so viele Mannigfaltigkeiten wie die Landtierlinse.

Die hiermit und mit dem Erfordernis deutlicher Bilder zusammenhängenden Eigenschaften der Retina und deren Rückwirkungen auf die Form und Größe des gesamten Bulbus werden in den entsprechenden Kapiteln besprochen.

Matthiessens Ermittelungen, mit deren Gültigkeit auch unsere Schlußfolgerungen stehen und fallen, beziehen sich zwar nur auf Teleostier, nicht auf Selachier. Daß unsere Schlußfolgerungen aber auch für Selachier gelten, können wir aus der gleichfalls kugeligen Form der Selachierlinse, aus ihrer im Kapitel „Retina“ erschlossenen Eigenschaft der Periskopie, sowie aus der Gleichheit der Lebensbedingungen aller Fische mit größter Gewißheit durch Analogieschluß erkennen.

Eine stärkere Brechkraft der Linse kann ferner ceteris paribus durch Verkleinerung der Linse erzielt werden, da hierdurch die Linsenflachen stärkere Krümmungen erhalten. Da nun die Selachierlinse bei maximal erweiterter Pupille stets ihre ganze Vorderfläche bis zum Aequator den Lichtstrahlen bietet (Beer, 6), so muß man annehmen, daß die Linse nicht größer ist, als es unbedingt erforderlich war, und die Verkleinerung so weit getrieben wurde, wie es die äußeren Lebensbedingungen des Tieres gestatteten.

Daß die äußeren Lebensbedingungen hierbei wesentlich mitsprechen, geht aus der folgenden Tabelle hervor, in welcher der Linsendurchmesser mit der Körperlänge verglichen wurde. Der Linsendurchmesser wurde natürlich durch direkte Messung ermittelt, ebenso die Körperlänge, wenn ganze Tiere zur Verfügung standen. Wo nur die über die Rückenflosse hinaus reichenden Vorderteile der Tiere zur Verfügung standen, wurde die Körperlänge durch proportionale Vergrößerung der Abbildungen von Joh. Müller und J. Henle (73) ermittelt (Mustelusarten). Standen bloß Augen zur Verfügung, daneben aber Museumsexemplare, so wurde die Körperlänge und die Hornhautlänge des Museumsexemplares sowie die Hornhautlänge des untersuchten Auges gemessen und daraus die Körperlänge des ehemaligen Besitzers dieses Auges ermittelt (Spinax, Chimaera). Die Ungenauigkeit, die hierin liegt, da das Verhaltnis der Augengröße zur Körperlänge bei jüngeren Tieren wahrscheinlich ein anderes als bei älteren ist, kommt nicht in Betracht, da nur solche Vergleichsexemplare gewahlt wurden, deren Augengröße der Größe des untersuchten Auges nahestand. Tiere, von denen nur Augen zur Verfügung standen und deren Körperlänge nicht ermittelt werden konnte, fanden in der Tabelle (p. 789) keine Aufnahme.

Aus dieser Tabelle geht mit Evidenz folgendes hervor:

1) Plattfische, die am Grunde leben und daher meist nach oben blicken müssen, in deren Auge also viel Licht fällt, haben die relativ kleinsten Linsen (Raja und Squatina, bei welchem letzteren sogar die Augenachse schräg aufwärts gerichtet und die Linse daher am allerkleinsten ist).

2) Größer sind die Linsen der Taghaie mit seitlich liegenden Augen (Carcharias, Acanthias, Mustelus, Galeus).

3) Noch größer ist die Linse des Nachthais Scyllium.

4) Die größten Linsen besitzen die in großen stets dunklen Tiefen lebenden Arten (Spinax, Chimaera).

	Name	Linsen-durchmesser in mm	Körper-länge in mm	Verhältnis des Linsendurchmessers zur Körperlänge
1	Squatina squatina	2,5	350	1 : 140
2	Raja asterius	8,8	1250	1 : 140
3	Raja batis	3,8	510	1 : 130
4	Carcharias glaucus	12,0	1400	1 : 117
5	Acanthias acanthias	10,5	880	1 : 84
6	Mustelus laevis	5,0	370	1 : 74
7	Mustelus mustelus	6,2	415	1 : 69
8	Galeus galeus	5,8	380	1 : 66
9	Scyllium canicula	6,5	450	1 : 62
10	Acanthias blainvilli	7,2	350	1 : 49
11	Spinax spinax	8,0	390	1 : 49
12	Chimaera monstrosa	16,0	700	1 : 44

Auffallend ist nur die tiefe Stellung von Acanthias acanthias in der Reihe, der auf gleicher Stufe mit dem Tiefenhai Spinax spinax steht.

In dieser Tabelle zeigt sich deutlich die Abhängigkeit der Linsengröße von dem Bedürfnis nach Licht.

Die Anordnung der Linsenfasern ist nach Rabl (83) eine äußerst regelmäßige.

Die Dicke der Linsenkapsel schwankt von 12 (Torpedo) bis 60 μ (Chimaera) und ist damit im allgemeinen ziemlich groß, denn beim Kinde sowie beim Kalbe finde ich nur eine 7 μ dicke Linsenkapsel.

Die fast vollständige Kugelform der Fischlinse macht wahrscheinlich, wie wir mit Pütter erkennen, daß eine Accommodation durch Verstärkung der Krümmungen wie bei Säugetieren, Vögeln und Reptilien nicht möglich ist. Im übrigen sehen wir in der Dicke der Linsenkapsel, in der von Matthiessen bei Teleostiern und Ganoiden gelehrten Härte der Linsensubstanz, die wir nach oben Gesagtem auch bei den Selachiern annehmen müssen, und mit Rabl (83, 84) in der regelmäßigen Anordnung der Linsenfasern den Ausdruck fehlender Plastizität und großer Starrheit der Linse und können schon hieraus schließen, daß eine Accommodation durch Veränderung der Linsenkrümmung unmöglich ist.

6. Glaskörper und Zonula Zinnii.

Glaskörper und Zonula Zinnii sind zwar funktionell verschiedenartige, morphologisch aber gleichwertige Organe und werden daher gemeinsam behandelt.

Beide Gebilde bleiben im Selachierauge stets in inniger Beziehung zueinander. Die beobachteten Tatsachen stehen im besten Einklang mit der neuen Lehre vom hauptsächlich oder wenigstens teilweise retinalen Ursprunge der bleibenden Glaskörper, die trotz einiger Gegner (Carini, 18, de Waele, 105, 106, Bertacchini, 12, Lenhossek, 54) sich heutzutage immer mehr einzubürgern scheint, durch Arbeiten von Tornatola (98), Chrincione (22 und 23) Kölliker (47), Rabl (85), van Pee (81) ziemlich sicher gestellt und bezüglich des Glaskörpers der Selachier durch Szili (46), Schoen (91), Addario (1), Rabl (85) geprüft und bestätigt wurde. Das Ergebnis dieser Forschungen ist bekanntlich, daß Glaskörper und Zonula Zinnii hauptsächlich oder wenigstens teilweise Produkte der Zellen des inneren Blattes der Pars ciliaris retinae sind.

Am besten erlangt man einen Ueberblick über das Verhalten von Glaskörper und Zonula, wenn man durch das Auge einen Vertikalschnitt legt, der die Linse in zwei ungleiche Hälften teilen würde; der Schnitt muß also neben der Mitte geführt werden. Die Linse muß dabei aber unverletzt in ihrer Lage bleiben.

Man sieht dann die Linse etwa zur Hälfte im Glaskörper stecken. Von ihrem Aequator geht ein feines, gelatinöses Häutchen, sehr ähnlich der Zonula Zinnii im Saugetierauge, das nur als eine verdickte, festere Oberflächenschicht oder Hyaloidea des Glaskörpers erscheint, zum Innenrande des Corpus ciliare und bedeckt das ganze Ciliare. Indem es über den Glaskörper geht, schließt es diesen nach vorne ab. Es ist wahrscheinlich vollkommen identisch mit der an der oberen Seite des Glaskörperwalls befindlichen „zusammenhängenden Masse", in die nach H. Virchow (100) bei Fischen alle Schichten des Glaskörpers übergehen. Ebenso ist es wahrscheinlich identisch mit einem von Virchow (ibid.) beobachteten Häutchen, von dem Virchow sagt „Bei Haien konnte ich ein ungefärbtes Häutchen von der hinteren Fläche der Iris abziehen" (daß das Corpus ciliare der Selachier zum Teil der Unterseite der Iris angehört, wurde ja im Kapitel „Corpus ciliare" gezeigt). Bei Mustelus war es nach Virchow sehr derb.

Trennt man das vordere Augensegment von dem hinteren und nimmt alsdann aus dem ersten die Linse mit einer Pinzette heraus, so haften die Glaskörperreste an dem beschriebenen, die Linse mit dem Corpus ciliare verbindenden Häutchen. Fällt, was bei Augen, in denen die Linse durch Druck von außen her aus ihrer natürlichen Lage gebracht worden ist, gewöhnlich geschieht, beim Auf-

schneiden des Auges die Linse heraus, so haftet an ihr oft der ganze Glaskörper, einschließlich des Linsenbändchens, ein Zeichen, daß diese Teile fester miteinander zusammenhängen als der Glaskörper mit der Pars optica retinae. Stets, wenn das Linsenbändchen vom Corpus ciliare abgerissen worden ist, zeigen sich Abdrücke der Falten des Corpus ciliare, und häufig haften, namentlich dorsal, auch noch Reste des Pigmentepithels daran, so daß also Linsenbändchen und Pigmentepithel des Corpus ciliare sehr fest aneinander haften.

Sofern es überhaupt gestattet ist, aus diesen Tatsachen Rückschlüsse auf die Entstehungsgeschichte zu ziehen, ergibt sich in guter Uebereinstimmung mit den Ergebnissen der embryologischen Forschungen folgendes:

1) Glaskörper und Linsenbändchen sind innig zusammengehörige Gebilde, also wahrscheinlich Gebilde gleicher Entstehung.

2) Als Ort ihrer Entstehung ist die Pars ciliaris retinae anzusehen.

Hieraus folgt, daß dieses Linsenbändchen der Fische ein der Zonula Zinnii der höheren Wirbeltiere homologes Organ ist. Es soll daher auch hier diesen Namen führen, trotz der noch zu besprechenden Unterschiede gegen die echte Zonula Zinnii.

Lenhossèks Ansicht (54) vom lentikulären Ursprung des Glaskörpers findet trotz der festen Verbindung zwischen Linse und Zonula keine Stütze, denn die Zonula ist an der Linsenkapsel befestigt, nach Lenhossék aber ist der Glaskörper von seinem Mutterboden, der Linse, viel früher losgelöst, als von einer Linsenkapsel die Rede sein kann. Die Befestigung der Zonula an der Linse kann also nur eine sekundäre sein. Das Vorkommen einer derartigen sicher sekundären festen Verbindung erinnert natürlich sogleich an die Unsicherheit, mit welcher man aus derartigen Verbindungen, wie z. B. zwischen Zonula und Pars ciliaris retina, und zwischen Glaskörper und Zonula, auf einen primären Zusammenhang schließen kann. Doch will ich hier nur zeigen, daß die Befunde bei der Präparation mit den Ergebnissen der Embryologie harmonieren.

Besondere Differenzierungen der Zonula ergeben sich an zwei Stellen, nämlich dorsal und ventral.

Dorsal ist der Zusammenhang der Zonula mit der Retina ein äußerst fester, wie die Tiefe der Falteneindrücke vom Corpus ciliare und die Mengen des anhaftenden Pigments bei der oben beschriebenen Präparation beweisen, auch ist hier die Zonula be-

sonders stark. Es wird dadurch das Linsenaufhängeband oder Ligamentum suspensorium lentis oder die „Sehne", an der die Linse von oben herabhängt, gebildet.

Bei Selachiern konnte ich auch in mikroskopischen Schnitten nie in diesem Ligament Fasern finden, wie Virchow (99) beim Thunfisch angibt, auch ist es nie pigmentiert. Nur bei Formolkonservierung des Scyllium-Auges finde ich darin Fasern. Stets stellt es eine homogene, gelatinöse Masse dar. In dieser Hinsicht scheint es wieder dem Ligamentum suspensorium anderer Fische zu gleichen, bei denen es nach Manz (59, 60) auch seinem histologischen Baue nach nur eine „Verdickung der Hyaloidea" ist. Vor allem aber ist es nie seitlich scharf abgegrenzt, sondern es erstreckt sich etwa über das obere Viertel des Auges und geht ganz allmählich in die übrigen Teile der Zonula über, wie es ja nur einen verdickten und verstärkten Teil derselben darstellt.

Häufig liegt das Ligamentum suspensorium jedoch nicht an dem Kegelmantel der übrigen Zonula, sondern tritt entweder nach vorn oder nach hinten etwas heraus. In solchen Fällen sind die Radiärfalten des Corpus ciliare dorsal etwas nach innen zu verlängert, bezw. verkürzt, so daß sie jedesmal bis zum Ursprung des Ligaments und nicht weiter nach innen reichen.

Ventral findet sich auf einer Papille des Corpus ciliare der Linsenmuskel. Die direkte Befestigung desselben mit der Linse ist meist sehr schwach und wird stets verstärkt dadurch, daß er durch dicke, gelatinöse, der Zonula angehörige Massen mit der Linse verklebt wird. Die Radiärfalten des Corpus ciliare erstrecken sich stets bis auf die Höhe der Papille und nicht weiter pupillarwärts. Sie sind daher an dieser Stelle verlängert, und der betreffende Teil der Zonula liegt nach innen von der übrigen Zonula, wenn die Papille des Linsenmuskels nach innen von der übrigen Breite des Corpus ciliare liegt. Dieser Teil der Zonula stellt offenbar das dar, was von früheren Untersuchern der Fischaugen als „Sehne" der Campanula bezeichnet wurde. In seinem histologischen Verhalten bietet er nichts Besonderes.

Daß die Zonula Zinnii eine größere Konsistenz besitzt als der Glaskörper wird auch auf Mikrotomschnitten wahrscheinlich. Solche erhält man, wenn man vorsichtig, ohne die Zonula zu verletzen, die Linse aus ihrer Kapsel herauspräpariert und das Objekt dann schneidet. In diesem Schnitte stellt die Zonula eine stets homogene Masse dar, die sich vom Innenrand des Corpus ciliare zum Linsen-

äquator hinzieht. Sie erscheint gegen den Glaskörper ebenso scharf abgegrenzt wie gegen die vordere Kammer. Der Glaskörper besteht nämlich aus äußerst feinen im mikroskopischen Präparat oft schwer erkennbaren Fasern (niemals finde ich einen geschichteten Bau), von denen einige hinten am Linsenbändchen festhaften. In der Zonula konnte ich indessen im allgemeinen keine Fasern nachweisen, nur bei Scyllium finde ich solche. Dagegen findet Herzog (39) bei Teleostiern Fasern zwischen Linsenmuskel und Linse sowie in der Zonula, und erklärt sie für cutikulare Bildungen.

Ueber die Funktion der Zonula ist es nicht nötig, viele Worte zu verlieren. Sie dient in ihrer Gesamtheit dazu, die Linse in ihrer Lage zu fixieren und den Glaskörper nach vorne hin abzuschließen. Wird die Linse bei Verengerung der Pupille nach hinten gedrückt, so dürfte die Zonula etwas gespannt werden und daher die Linse in ihre alte Lage zurückbringen, sobald die Pupille wieder erweitert wird.

Der dem Linsenmuskel zufallende Teil der Zonula dient natürlich zur Herstellung einer festen Verbindung zwischen Linse und Muskel, zwischen denen eine hinreichend feste, direkte Verbindung, wie wir durch Rückschluß erkennen, nicht möglich war.

Der als Ligamentum suspensorium lentis differenzierte Teil der Zonula hat die Aufgabe, dem Zuge des Linsenmuskels ein zweites Punctum fixum zu bieten und die Bewegung der Linse zu hemmen. Außerdem hat er vielleicht vermöge seiner Elastizität als Antogonist des Linsenmuskels zu wirken, d. h. die aus ihrer Ruhelage gebrachte Iris in die alte Lage zurückzubringen.

Ueber die Funktion des Glaskörpers ergibt sich nichts Neues. Gefäße besitzt er bei Selachiern bekanntlich nicht. Eine Ansammlung von Zellen, die mit einem Gefäßquerschnitt Aehnlichkeit haben, finde ich im Glaskörper von Spinax.

7. Accommodationsapparat.

Der Accommodationsapparat der Fische besteht nach allgemeinen Angaben aus dem Ligamentum suspensorium lentis, ferner aus der Campanula Halleri (oder dem Linsenmuskel Virchows, dem Musculus retractor lentis Beers) und dem Processus falciformis, einer dem Linsenmuskel Gefäße zuführenden Leiste. Selbstverständlich ist der Linsenmuskel ein wesentlicherer Teil des

Accommodationsapparates als die Gefäße führende Leiste, zumal letztere ganz fehlen kann (Manz, 61, Virchow, 100).

Was nun die Selachier betrifft, so habe ich mich über das Ligamentum suspensorium schon im vorigen Kapitel ausgelassen. Ueber die Campanula und den Processus falciformis herrscht in der Literatur die größte Unklarheit, ob sie bei Selachiern überhaupt vorhanden sind oder nicht.

Sucht man die Originalarbeiten durch, so findet man nur eine einzige Angabe, derzufolge Processus falciformis und Campanula bei Selachiern vorkommen: Soemmering (90) beschreibt beide Teile bei Raja clavata. Sonst werden fast stets Campanula und Processus falciformis den Selachiern abgesprochen. Bei Acanthias acanthias fehlen sie nach Soemmering selbst. Leydig (57, 59) beschreibt beide Gebilde bei Teleostiern, fügt aber (57) ausdrücklich hinzu, daß sie den Selachiern fehlen. Dumeril (26) sagt, daß man den Processus falciformis bei Selachiern nicht findet. Manz (61) versichert das Fehlen beider Gebilde, nur bei Spinax findet er eine Campanula. Für Virchow (103) gilt es als feststehend, daß den Selachiern die Campanula fehlt. Beer (6) findet bei Selachiern keine Accomodation.

Im Gegensatz zu diesen vorwiegend negativen Angaben über das Vorkommen der fraglichen Teile bei Selachiern stehen die Auskünfte, die man durch die gebräuchlichsten Lehr- und Handbücher erhält: Leuckart (55) sagt unter Bezugnahme auf Soemmering, daß dieser die Campanula bei Rochen beschrieben habe. Wiedersheim (108) und Gegenbaur (32) sagen übereinstimmend aus, daß bei „Fischen (Selachiern, Teleostiern)" Campanula und Processus falciformis vorkommen. Von Claus (24), Hertwig (38) und Carrière (19) werden beide Gebilde den Fischen allgemein zugeschrieben. Diese Angaben stützen sich zum Teil gewiß auf Soemmerings Mitteilung, wie bei Leuckart, der ihn zitiert, und Gegenbaur und Carrière, die die von Soemmering gelieferte Abbildung wiedergeben; zum Teil beruhen sie vielleicht nur auf einem Irrtum, der darauf zurückzuführen ist, daß Leydig den Accommodationsapparat der Teleostier gerade in seiner Mikroskopischen Anatomie der Rochen und Haie beschreibt. Bei Manz (60) ist dieser Irrtum nachweisbar; denn er sagt „Leydig, welcher die hierauf bezüglichen Untersuchungen an Individuen aus der Familie der Rochen und Haie gemacht hat". Angeblich auf eigenen Beobachtungen dagegen beruhen die Mitteilungen und Zeichnungen eines deutlichen, langen Processus falciformis und einer kugeligen Campanula im Selachierauge in

zwei ganz neuen Lehrbüchern, nämlich in Hallers vergleichender Anatomie (34) und in Jammes' Zoologie pratique [45] [1]).

1) Die Darstellungen, die das Selachierauge in den zwei letztgenannten Büchern erfährt, zeigen deutlich, wie wenig die Eigenschaften des Selachierauges bisher bekannt sind.

In Hallers Lehrbuch der vergleichenden Anatomie (34) wird das Auge von Scyllium catulus beschrieben und abgebildet. Fehlerhaft ist darin folgendes: Die Iris hat baumförmigen Querschnitt. Das Vorkommen von Muskelfasern, die in der Iris liegen und sich von der Iris zur Sklera und Chorioidea hin erstrecken sollen, wird behauptet. Von der Retina soll an der Unterseite der Iris nur das äußere Blatt vorhanden sein, das innere fehlen. Die Linse scheint im Auge zu schweben, über die Art ihrer Befestigung erfahren wir nichts. Vor allem besitzt aber das Auge einen sehr großen, wurstförmigen Processus falciformis, der in einen eiförmigen Knopf, die Campanula endigt. Das Fehlen des Processus falciformis steht für mich indessen vollkommen fest, obgleich ich das Auge von Scyllium catulus nicht methodisch untersuchen konnte, denn an einem Gehirnpräparat des hiesigen Instituts, welches zugleich einen Einblick in das Auge gestattet, konnte ich das Fehlen des Processus falciformis bei Scyllium catulus ebenso so sicher wie in den Augen von Scyllium canicula und anderen Haien nachweisen. Der die Campanula darstellende eiförmige Knopf ist natürlich auch völlig unrichtig dargestellt. Die Darstellung von Processus falciformis und Campanula entspricht etwa einer von Leydig (59) gegebenen Abbildung beider Teile, und Haller hat sich offenbar nicht getraut, das, was er bei der Sektion des Auges zweifellos nicht gesehen hat, in der Zeichnung auch fortzulassen. Daß jedoch im übrigen der Zeichnung eine selbstausgeführte Sektion zu Grunde liegt, geht aus der ziemlich richtig wiedergegebenen Form der Bulbus sowie aus der Wiedergabe vieler Einzelheiten (Muskeln, Tenonsche Kapsel u. s. w.) mit Sicherheit hervor.

Viel schlimmer steht es in dieser Hinsicht mit der von Jammes in seiner ganz neuen Zoologie pratique (45) gelieferten, durch einige Worte erläuterten Zeichnung, die das Auge von Scyllium catulus darstellen soll. Die geringe, seitliche Ausdehnung des horizontal durchschnittenen Bulbus, die sehr dünne Knorpelplatte, die in einer sehr dicken, fibrösen Sklera liegt, die dicke Cornea, die keilförmige Exkavation der Sehnerveneintrittsstelle in der Retina, der S-förmig gewundene Processus falciformis mit der klumpenförmigen Campanula, die dem Text zufolge im Zentrum (!) der Linse enthalten sein soll, alles dies erscheint mit minimalen Veränderungen in der Abbildung des Scyllium-Auges von Jammes genau so, wie in der Abbildung vom typischen Fischauge in Wiedersheims Lehrbuch, so daß an der Identität beider Zeichnungen kein Zweifel bleibt. Wenn es in der Vorrede des Buches heißt, allen Zeichnungen lägen vom Autor selbst ausgeführte Sektionen zu Grunde, so trifft das wenigstens

Dagegen lehrt das Lehrbuch von Boas (13), daß diese Teile nur dem Teleostierauge eigen seien, ebenso das Buch von Parker und Hasswell (80) und endlich sagt Froriep (31), daß nach übereinstimmenden Angaben der Accommodationsapparat den Selachiern fehle.

Ziehen wir das Facit, so sind Processus falciformis und Campanula den Selachiern ebenso oft zugeschrieben wie abgesprochen worden.

Meine Untersuchungen ergeben das Folgende: Der Processus falciformis fehlt, die Campanula oder der Linsenmuskel ist stets vorhanden[1]).

Ich konnte den Linsenmuskel an allen Augen, die mir in hinreichend gut fixiertem Zustande zur Verfügung standen, nachweisen: Die unrichtigen Angaben Früherer beruhen, soweit sie überhaupt auf eigene Untersuchungen gegründet sind, sicher auf dem Studium ungenügend fixierten Materials. An solchem konnte ich auch stets gar nichts oder nur ganz unkenntliche Reste des Linsenmuskels erkennen. Tatsächlich sind solche Reste auch der Beobachtung älterer Forscher nicht entgangen: Soemmering (94) teilt mit, daß bei Acanthias acanthias die Processus ciliares die Linse am ventralen Rande zu berühren scheinen. Manz (61) findet bei Spinax, wie schon gesagt, eine Campanula, bei anderen Selachiern findet er einen fadenförmigen Irisfortsatz. Berger (10) beschreibt genau einen bei Selachiern beobachteten Fortsatz, der von der Iris an ihrem unteren Teile sich gegen die Linse erhebt. Nussbaum endlich hat, gelegentlichen Mitteilungen zufolge, die den Linsenmuskel tragende Papille bei Mustelus genau gesehen und beschreibt sie einmal als Sichelfortsatz (77), einmal als Musculus retractor lentis (78). Besseres und reichhaltigeres Material lehrten mich den Linsenmuskel genauer kennen. Die Methoden, denselben makroskopisch darzustellen, sind folgende. Steht nur ein Auge zur Verfügung, an dem der Accommodationsapparat dar-

für diese Figur sicherlich nicht zu. Die übrigens nach Beer (6) ganz unzureichende Zeichnung eines typischen Fischauges wird damit jetzt zur Abbildung des Auges von Scyllium!

1) Anmerkung bei der Korrektur: In letzter Stunde erhalte ich aus Triest Augen von Raja clavata, auf Grund deren ich die oben genannte, in vielen Lehrbüchern wiederholte Angabe Soemmerings endgiltig widerlegen kann. Der Processus falciformis fehlt auch hier, nur ein Linsenmuskel ist vorhanden. Da Soemmerings Beschreibung sehr bestimmt gehalten ist, so ist anzunehmen, daß ihm irgend eine Verwechselung vorgekommen ist.

gestellt werden soll, so ist es am besten, einen Vertikalschnitt durch dasselbe und zwar dicht neben der Augenachse, dieser parallel, zu führen, wobei die Linse vorsichtig in ihrer Lage belassen werden muß. Genügt ein Schnitt noch nicht, um mit hinreichender Deutlichkeit die wichtigen Teile zu zeigen, so führt man einen zweiten entsprechenden, der von der Medianebene nach der anderen Seite ebenso weit entfernt ist, wie der erste von der einen. Man hat sodann das Auge in 3 Teile zerlegt, in ein nasales und ein temporales Segment und eine mittlere, durch 2 Vertikalebenen begrenzte Zone. Letztere enthält, wenn das Präparat gut gelungen ist, die Linse und den Accommodationsapparat. Dieser besteht aus 2 Teilen, dem dorsalen Ligamentum suspensorium und einem ventralen Linsenmuskel.

Der Linsenmuskel wird fast stets von einer Papille des Corpus ciliare getragen. Diese ist es, die bei makroskopischer Untersuchung vor allem auffällt. Sie ist der Hauptsache nach bindegewebig und enthält die Gefäße für den Linsenmuskel. Die Fasern des Linsenmuskels sind nur mikroskopisch zu erkennen. Sie liegen, wie es scheint, meist vorwiegend an den seitlichen Teilen des Fortsatzes, häufig zum Teil auch an der Spitze desselben. Sie sind gleich den Muskelzellen der Irismuskulatur, Epithelmuskelzellen und entstammen zum kleineren Teil den inneren, zum überwiegend größeren dem äußeren Blatte der Pars iridiaca retinae. Hierin liegt nichts Erstaunliches, denn für Salmoniden ist schon von Nussbaum (78, 79) und Herzog (39) der retinale Ursprung des Linsenmuskels nachgewiesen worden. Die Muskelfasern inserieren stets in der Gegend des Linsenäquators. Die Art ihrer Befestigung, sowie das Verhalten des Corpus ciliare zu dem, den Linsenmuskel tragenden Fortsatz wurde schon im vorigen Kapitel besprochen. Hier sind nur noch zwei Tatsachen nachzutragen. Wenn sich der Fortsatz des Corpus ciliare der Linse breit anlegt (Mustelus), so sind an seinem Scheitel, wo er die Linse berührt, die beiden Retinablätter zurückgewichen, so daß der bindegewebige Teil des Fortsatzes mit der Linse in direkte Berührung gelangt. Der Fortsatz wechselt ferner in seiner Lage etwas. Er kann wesentlich innerhalb des Corpus ciliare liegen, er kann aber auch auf der Unterseite der Iris pupillarwärts rücken. Bei Acanthias und Chimära liegt er fast am Pupillarrande, bei Spinax ist er bis an denselben gerutscht. Hier fehlt nun eigentlich ein Fortsatz der Iris, die Iris biegt vielmehr am Rande selbst nach dem Glaskörper zu um, und der Linsen-

muskel, hier in sehr schwacher Ausbildung, steht seitlich in Verbindung mit der noch viel schwächeren Irismuskulatur, stellt also nur noch einen Teil der letzteren vor.

Der Linsenmuskel ist verschieden stark, am schwächsten finde ich ihn bei Spinax, stets aber ist er viel schwächer als der Linsenmuskel der Teleostier, den ich beim Hecht untersuchte. Der ganze Apparat, Linsenmuskel und Fortsatz des Corpus ciliare gleicht vielleicht dem Linsenmuskel derjenigen Teleostier, denen der Processus falciformis (die „Leiste") fehlt. Der letztere fehlt auch den Selachiern. Die Gefäße des Linsenmuskels liegen in der Chorioidea und im Corpus ciliare und natürlich auch in der Papille. Diese deshalb als Processus falciformis zu bezeichnen, halte ich nicht für berechtigt: denn sie dient wesentlich zum Stützen des Linsenmuskels, während der echte Processus falciformis, ein großes von der Eintrittsstelle des Nervus opticus bis zu dem Linsenmuskel sich erstreckendes Gebilde, der ausschließlichen Bergung der Gefäße und Nerven für den Linsenmuskel dient, und unter Umständen Träger eines eigenen Gefäßsystems sein kann (Virchow, 100). Auch möchte ich nicht mit Virchow (103) von einem „Stiel" des Linsenmuskels sprechen, da letzterer bei Selachiern hauptsächlich nicht an der Spitze der Papille sitzt, sondern ihr zu beiden Seiten anliegt.

Den Verlauf der Gefäße des Linsenmuskels habe ich geglaubt, nicht weiter verfolgen zu müssen, da Virchow (100) gezeigt hat, wie wenig wesentlich der Gefäßverlauf im Auge für die Morphologie ist, wie häufig hier cänogenetische Vorgänge Platz greifen. Letzterer Umstand läßt es etwas gewagt erscheinen, mit Froriep (31) in dem Vorhandensein einer primären Augenarterie im embryonalen Selachierauge den Rest eines Processus falciformis zu erkennen, und sehr wohl denkbar scheint es mir, daß auch die Vorfahren der Selachier nie einen Processus falciformis besessen haben.

Ueber die Funktion des Linsenmuskels bei Selachiern ist zunächst zu sagen, daß sich experimentell darüber nichts hat feststellen lassen. Beer (6) teilt die negativen Erfolge seiner Versuche, eine Accommodation bei Selachiern nachzuweisen, mit, während er bei Teleostiern sehr deutliche Accomodationsbewegungen der Linse feststellen konnte. Wie mir Herr Professor Beer in dankenswerter Weise brieflich mitteilte, ist es ihm auch bei vielen späteren Versuchen nicht gelungen, die Accommodation bei Selachiern nachzuweisen. Dies stimmt insofern mit den morphologischen Befunden überein, als der Linsenmuskel überall sehr schwach entwickelt gefunden wurde.

Trotzdem kann man sich fragen, welche Bewegungen der Linse möglich wären und vielleicht auch in geringem, nicht nachweisbarem Maße ausgeführt werden.

Eine Accommodation durch Entspannung der Linse ist ausgeschlossen (cf. Kap. „Linse"). Es kann höchstens eine Accommodation durch Ortsveränderung der Linse stattfinden. Die Richtung der Bewegung resultiert zunächst aus der Lage der Muskelfasern zu beiden Seiten der Papille, und daraus ergibt sich, daß die Bewegungsrichtung in die Vertikalebene fällt. Eine Bewegung in schrägseitlicher Richtung, wie sie von Beer bei Teleostiern nachgewiesen wurde, möchte ich bei Selachiern nicht annehmen, da die den Linsenmuskel tragende Papille stets durch die Medianebene des Auges in 2 spiegelbildlich gleiche Hälften geteilt wird. Die vertikale Komponente des Muskelzugs ist nun sicher nach unten gerichtet, die horizontale scheint meist eher nach vorn, gegen die Cornea hin, als nach hinten gerichtet zu sein. Dem Zuge nach unten wirkt das Ligamentum suspensorium entgegen, dem Zuge nach vorn bei den Arten, deren Linse der Cornea anliegt, wie Acanthias Carcharias, Spinax, Chimaera die Cornea. Daß letztere der Linse wesentlich nachgibt, ist als ausgeschlossen zu betrachten. Wenn das Ligamentum suspensorium dem Zuge des Muskels nachgibt, so ist dadurch kaum etwas für die Accommodation gewonnen. Denn es ist natürlich nicht anzunehmen, daß die Linse soweit der Hornhaut entlang gleitet, daß sie, der Krümmung derselben folgend, der Netzhaut wesentlich näher gebracht wird. Es ist also nicht anzunehmen, daß bei den genannten Arten eine erhebliche Accommodation möglich ist.

Bei denjenigen Arten, deren Linse durch die Iris von der Cornea getrennt ist (Mustelus, Scyllium, Lamna, Squatina, Raja, Tropedo) wäre eine Vorwärtsbewegung der Linse durch die horizontale Komponente an sich denkbar. Das bedeutete aber eine aktive Accommodation für die Nähe und ist deshalb unwahrscheinlich, weil durch Beers Arbeiten sonst bei Wassertieren die Myopie und die aktive Accommodation für die Ferne nachgewiesen wurde, die bei ihnen, da sie in einem wenig durchsichtigen Medium leben, a priori wahrscheinlich ist. Der Schluß, zu welchem wir nunmehr kommen, ist daher, daß der Linsenmuskel der Selachier nach Größe und Lage zu zweckmäßigen Accommodationsbewegungen nicht fähig ist und daher nur als rudimentäres Gebilde aufgefaßt werden kann.

Trotzdem können bei den Arten mit enger Pupille Linsen-

bewegungen möglich sein, und zwar durch die Iris bewirkte. Die Lage der Linse zur Zonula und zum Glaskörper macht wahrscheinlich, daß auch bei diesen bei maximal erweiterter Pupille die Linse nach vorn gegen die Cornea rückt, während sie bei Verengerung der Pupille nach hinten gedrückt wird. Eine derartige Linsenbewegung ist aber, wenn sie überhaupt vorkommt, sicher nur von sehr untergeordneter Bedeutung und kann als Accommodation nicht bezeichnet werden. Der Organismus müßte nach Aufgabe des brauchbaren Linsenmuskels vorlieb nehmen mit dem, was ihm bleibt. Er müßte aktiv für die Ferne accommodieren, und er müßte ferner beim Accommodieren für die Nahe die Pupille erweitern, während das Umgekehrte beim Menschen geschieht und daher als das zweckmäßigere anzusehen ist.

Es ist nun interessant, den Accommodationsapparat des Fischauges mit demjenigen des durch Entspannung der Linse accommodierenden Auges der terrestrischen Tiere zu vergleichen und den Versuch zu machen, die vorhandenen Unterschiede aus den Verschiedenheiten der Funktion zu erklären.

a) Bei Tieren, deren Linse der Formveränderung nicht fähig ist (Fische, Amphibien, Schlangen) erfolgt die Accommodation durch Ortsveränderung der Linse.

b) Bei terrestrischen Tieren, für welche eine weniger stark brechende Linse von Wert ist, kann die Linse flacher sein, so daß eine Verdickung, d. h. Zunahme der Wölbung möglich ist, und sie kann weicher sein, da, wie die Fischlinse lehrt, die hartere Linsensubstanz stets die stärker brechende ist. Terrestrische Tiere bedürfen der aktiven Accommodation für die Nahe, die Accommodation findet daher durch die bei ihnen ermöglichte Entspannung der Linse statt.

Um Verzerrungen der Bilder zu verhüten, darf bei diesen Tieren der auf die Linse ausgeübte Zug nicht nur an zwei gegenüberliegenden Stellen wirken, wie beim Linsenmuskel und Linsenaufhängeband der Fische, sondern ein zirkulär angeordneter Muskel ist erforderlich. Gleichzeitig erhält die Zonula Zinnii eine überall gleichartige Ausbildung, ebenso das Ligamentum annulare oder, wie es bei Säugetieren genannt wird, das Ligamentum pectinatum.

Eine präzisere Accommodation scheint beim Sehen in der Luft nützlich geworden zu sein. Deshalb tritt an Stelle der retinalen Muskulatur des Fischauges ausschließlich mesoderma-

tische Muskulatur auf. Die Zonula, die infolge der Spannung der Linse einen stärkeren Zug auszuhalten hat, besteht aus straffen Fasern statt aus einem homogenen Bändchen, aus demselben Grunde tritt an Stelle des schwachen Ligamentum annulare ein starkfaseriges Ligamentum pectinatum auf, und in der Sklera erscheint im Vogel- und Reptilienauge der knöcherne Skleralring.

Lebenslauf.

Ich, Viktor Julius Franz, Sohn des Universitätsprofessors Dr. J. Franz, bin am 5. April 1883 in Königsberg i. Pr. geboren. Ostern 1902 bestand ich in Breslau das Abiturientenexamen. Darauf widmete ich mich dem Studium der Biologie nebst ihren Nachbar- und Grundwissenschaften, und zwar die beiden ersten Semester in Breslau, das dritte in Zürich, die folgenden 4 wieder in Breslau. Gleichzeitig genügte ich meiner Militärpflicht im hiesigen Feldartillerie-Regiment vom 1. Oktober 1903 bis zum 1. Oktober 1904. Am 10. Oktober 1905 bestand ich das Examen rigorosum.

Während meiner Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen der folgenden Herren Professoren und Dozenten: Abbegg, Ebbinghaus, Franz, Frech, Freudenthal, Hasse, Gerhardt, Hürthle, Kükenthal, Ladenburg, J. Meyer, O. E. Meyer, Milch, Neumann, Pax, Röhmann, Rosanes, Schaper †, Sturm, Volz, Wetzel, Zimmer in Breslau, und Bühler, Heim, Hescheler, Höber, Lang, Ruge, Schinz, Werner in Zürich.

Allen diesen meinen hochverehrten Lehrern sage ich meinen verbindlichsten Dank. Ganz besonders aber möchte ich an dieser Stelle Herrn Prof. Kükenthal meines steten Dankes versichern; er hat mir vom ersten Tage meiner Studien an das freundlichste Interesse und Wohlwollen entgegengebracht, und seinen Vorlesungen und Praktiken sowie dem ständigen persönlichen Verkehr mit ihm verdanke ich eine Menge geistvoller Anregungen.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.